DIE KÖRPERDECKE UND DIE DRÜSEN VON DYTISCUS MARGINALIS L.

EIN BEITRAG ZUM FEINEREN BAU DES INSEKTENKÖRPERS

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT

VON

ALOIS CASPER
AUS KASSEL

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

MIT 44 FIGUREN IM TEXT

MARBURG 1913

Von der Fakultät angenommen am 28. April 1913

Referent: Geheimrat E. KORSCHELT

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie«. Bd. CVII, 3. Heft

Einleitung.

Die nachfolgende Arbeit schließt sich an eine Reihe bereits in dieser Zeitschrift veröffentlichter Untersuchungen über die gröbere und feinere Morphologie des *Dytiscus marginalis* an, zumal an die von Euscher über das Chitinskelet und die von Hochreuther und Lehr über die Hautsinnesorgane. Außerdem ergeben sich Beziehungen zu der Arbeit von Bauer über die Muskulatur, insofern die durch die Insertion der Muskeln an der Körperwand hervorgerufene Modifikation der Hypodermis eine Untersuchung der Muskelinsertion erforderte. Diese wurde aber hier nur insoweit ausgeführt, als dies bei der in letzter Zeit vorgenommenen Bearbeitung dieses Gegenstandes an andern Objekten (aus dem Arthropodenreich) notwendig und wegen des Zusammenhanges in der vorliegenden Arbeit wünschenswert erschien.

Das zur Untersuchung verwandte Material wurde zum größten Teil im hiesigen Institut aus den Eiern aufgezogen. Nebenher wurden auch im Freien gefangene Käfer und Larven benutzt. Die Tiere wurden mit Zenkerscher Lösung sowie mit Sublimat-Alkohol-Eisessig und Flemmingschem Gemisch konserviert. Bei der Größe der Objekte war es notwendig, daß die älteren Larven (zweites und drittes Stadium), sowie Puppe und Käfer vor der Konservierung zerschnitten wurden, da sonst die Fixierungsflüssigkeiten nicht schnell genug eindringen konnten.

Die im Prothorax gelegenen Komplexdrüsen wurden mit einigen wenigen Schnitten möglichst rasch aus dem Käfer heraus präpariert und sofort in die Konservierungsflüssigkeit gebracht. So wurde ein möglichst schnelles Einwirken des Fixierungsmittels auf die Drüse erreicht.

Die nach den üblichen Methoden in Paraffin eingebetteten Objekte zerlegte ich in 2—15 μ dicke Schnitte. Dieselben wurden mit Hämatoxylin nach Delafield, Nachfärbung mit Eosin, ferner mit Hämatoxylin nach Heidenhain und mit Safranin gefärbt. Das Chitin der alten Larven, sowie der harten Käfer bereitet beim Schneiden große Schwierigkeiten, so daß zuweilen Mastix zu Hilfe genommen werden mußte. Zur morphologischen Untersuchung der Komplexdrüsen des Käfers wurde hauptsächlich eine lückenlose Querschnittserie des ganzen Körpers eines jungen Käfers verwandt, der sofort nach seiner Häutung aus der Puppe konserviert worden war. Die zur Untersuchung der Prothoraxdrüsen und ihrer Secretion angewandte Methode wird weiter unten in dem betreffenden Kapitel dargestellt werden.

Anordnung des Stoffes.

A. Die Körperdecke.
- I. Die Hypodermis.
  - a. der Larve,
  - b. der Imago.
- II. Die Cuticula
  - a. der Larve,
  - b. der Puppe,
  - c. der Imago.
    1. Das Derma.
    2. Das Epiderma.
    3. Die Chitinzapfen der Elytren und des Pronotums.
    4. Die Chitinbildung und Entstehung der Strukturen.
- III. Die Muskelinsertion.

B. Die Drüsen.
- I. Die einzelligen Hautdrüsen
  - a. Vorkommen der Drüsen,
  - b. Bau der Drüsen.
- II. Die Drüsenpakete
  - a. 1. Typ,
  - b. 2. Typ,
  - c. 3. Typ.

III. Die Komplexdrüsen.
- a. Die Schreckdrüsen.
  - 1. Bau der Schreckdrüsen.
  - 2. Histologie der Schreckdrüsen.
- b. Die pseudoacinösen Drüsen.
  - 1. des Mesothorax,
  - 2. des Abdomens.
- c. Die Pygidialdrüsen.
  - 1. Bau der Pygidialdrüsen.
  - 2. Histologie der Pygidialdrüsen.
  - 3. Morphologische Deutung der Pygidialdrüsen.
- d. Die segmentale Anordnung der Komplexdrüsen.
- e. Die Entwicklung der Komplexdrüsen.
- f. Die Funktion der Komplexdrüsen.

C. Zusammenfassung der Ergebnisse.

A. Die Körperdecke.

Wie die Insekten selbst, oder die Arthropoden im allgemeinen, so hat auch ihre Körperdecke ein weitgehendes Interesse erregt, was sich in der großen Zahl der sich mit ihr beschäftigenden Untersuchungen zu erkennen gibt. Dieses Interesse ist durchaus gerechtfertigt, denn ihre Bildungen sind äußerst mannigfaltiger Natur. Selbst wenn man von ihren zahlreichen Differenzierungen wie Haaren, Schuppen und Sinneswerkzeugen absieht, so bleibt noch ihre Bedeutung als Schutzorgan des Körpers, als Skelet und Muskelstützpunkt. Dementsprechend sind auch gerade die Beziehungen der Körperdecke zum Skelet und zur Muskelinsertion besonders eingehend untersucht worden, so daß eine reiche Literatur über diesen Gegenstand vorliegt. Noch in jüngster Zeit sind eine Reihe von Arbeiten erschienen, welche die Lösung der sich hier bietenden schwierigen Probleme versuchen; trotzdem sind durchaus noch nicht alle diesbezüglichen Fragen als gelöst zu betrachten.

I. Die Hypodermis.

Eine Grundlage aller Beschreibungen der Körperdecke und ihrer Modifizierungen muß das Studium der Hypodermis, des Mutterbodens jener Differenzierungen bilden. In der Tat finden sich denn auch sowohl in beinahe jeder monographischen oder anatomisch-histologischen Untersuchung eines Insekts, sowie in den speziellen Arbeiten über Differenzierungen der Körperdecke immer Angaben über die Hypo-

dermis. Diese selbst ist aber im ganzen Insektenreich ziemlich einheitlich gebaut, weshalb denn auch die vielen kurzen Literaturangaben im ganzen recht übereinstimmend lauten, so daß von ihrer Besprechung hier wohl abgesehen werden kann. Hinsichtlich ihres Baues zeigt die Hypodermis eines Insekts ein geradezu auffallend gleichförmiges Bild, bietet also nur sehr wenig Probleme; infolgedessen ist von einer Spezialliteratur kaum zu reden. Anders liegen die Verhältnisse in bezug auf die Physiologie der Hypodermis (z. B. Chitinbildung) und ihre Bildungsprodukte. Auf die zahlreichen einschlägigen Arbeiten soll weiter unten in den betreffenden Kapiteln eingegangen werden.

Die Körperdecke von *Dytiscus marginalis* besteht aus der Hypodermis und der ihr aufgelagerten Cuticula. Die Hypodermis ist eine einschichtige Lage von Zellen, welche die Körperoberfläche und alle ihre Einstülpungen in das Innere des Körpers überzieht. Sie ist die Matrix, welche das Chitin, die Cuticula, an ihrer Oberfläche abgeschieden hat. Nach innen ist die Hypodermis durch die Basalmembran abgegrenzt.

Während der Entwicklung des Käfers aus dem Embryo durch Larven- und Puppenstadium bis zur Imago erfährt die Hypodermis tiefgreifende Veränderungen. Ein besonders scharfer Unterschied besteht zwischen der Hypodermis der Larve einerseits und der Hypodermis der Imago und Puppe anderseits. Infolgedessen erscheint eine getrennte Besprechung der Körperdecke der Larve und Imago von Vorteil.

a. Die Hypodermis der Larve.

Die Hypodermis der Larve weist sowohl in den drei Altersstadien als auch in den einzelnen Körperregionen wechselnde Verhältnisse auf. Diese Verschiedenheiten sind jedoch nur geringfügiger Natur; infolgedessen bietet die Hypodermis der Larve im ganzen ein ziemlich einheitliches Bild. Die Höhe der Zellen richtet sich im allgemeinen nach der Mächtigkeit der abzuscheidenden Cuticula. Davon kann man sich ein Bild machen, wenn man eine Schnittserie durch eine Larve (z. B. zweites Stadium) durchsieht.

Die Hypodermis des Kopfes, des Thorax und der ersten Abdominalsegmente, also der besonders kräftig gepanzerten Körperabschnitte, ist gut entwickelt und übertrifft an Mächtigkeit die Hypodermis der letzten nur von einer dünnen Cuticula bedeckten Hinterleibsringe bei weitem. Das Epithel der zarten Schwimmbeine erreicht nur annähernd die Höhe der Hypodermis der letzten Abdominalsegmente. Dazu

kommt, daß auch in den einzelnen Segmenten des Körpers, z. B. in dem ersten Hinterleibsringe, ein geringer Höhenunterschied des Epithels unter der Rücken- und unter der Bauchdecke gelegentlich entwickelt ist. So war bei dieser Larve die Matrix des Tergit 27 μ hoch, die des Sternit 20 μ. Jedoch war in einem andern Falle das Epithel der ventralen Schiene stärker als das der dorsalen. Es scheinen also bei den einzelnen Individuen geringe Schwankungen in der Höhe der Hypodermis der verschiedenen Partien der Körperdecke vorhanden zu sein. Besondere Beachtung verdient der Umstand, daß die Hypodermis der Gelenkhaut, welche die Verbindung der teleskopartig ineinander geschobenen Segmente des Larvenkörpers (z. B. des Thorax) bewirkt, gleiche Höhe wie die Matrix der harten Rückendecke eines Thoraxsegmentes besitzt.

Bei dem Durchlaufen der drei Larvenstadien nimmt die Hypodermis mit wachsender Körpergröße an Mächtigkeit zu, wie folgende Maßangaben zeigen. Die Hypodermis des dritten Thoraxsegmentes einer Larve des ersten Stadiums besitzt im Durchschnitt eine Höhe von 7—9 μ, die eines zweiten Stadiums 10—15 μ und endlich die eines dritten 20—25 μ. Diese Zahlen sind Mittelwerte; schon oben war bemerkt worden, daß bei den einzelnen Individuen abweichende Verhältnisse vorliegen können.

Es haben sich also in bezug auf die Dicke der Hypodermis in den verschiedenen Körperregionen einer Larve nur geringe Unterschiede und in den aufeinander folgenden Altersstadien nur eine allmähliche Steigerung der Höhe ergeben. Diesem gleichförmigen Verhalten des Epithels entspricht eine weitgehende Übereinstimmung im Bau der Hypodermis der verschiedenen Körperregionen sowohl als der drei Larvenstadien.

Der typische histologische Bau der Hypodermis sei an Hand eines Querschnittes durch die dorsale Decke des ersten Abdominalsegments einer jungen Larve des dritten Stadiums näher untersucht (Fig. 1). Die Hypodermis (*H*) besteht aus mäßig hohen prismatischen Zellen, die meist dicht aneinander gelagert sind und sich gegeneinander abplatten. Gelegentlich war jedoch auch ein anderes Verhalten zu beobachten. Die Zellen des Epithels unter den seitlichen Partien der harten Rückendecke der Thoraxsegmente einer Larve des dritten Stadiums waren verhältnismäßig ungleich viel höher und schlanker als die Zellen unter dem medianen Teil des Notums. Zwischen benachbarten Zellen bestanden weite Zwischenräume. Da aber häufig die besonders stark gedehnten Zellen zerrissen waren, so möchte ich

es dahingestellt sein lassen, ob dieses abweichende Aussehen der betreffenden Stellen der Hypodermis durch Zerrung und Schrumpfung, die bei der Konservierung erfolgten, zu erklären ist. Überdies zeigte die Hypodermis der übrigen Regionen derselben Larve das als typisch beschriebnee Verhalten des Epithels. Zwischen benachbarten Zellen des Epithels sind die Zellgrenzen mehr oder weniger deutlich sichtbar (Fig. 1 *zg*).

Der helle bläschenförmige Kern liegt im unteren Teil der Zelle (*k*) der Basalmembran genähert; er besitzt ovale Gestalt und ist durch eine Membran gegen das Zellplasma deutlich abgegrenzt. Das Chromatin ist zum größten Teil zu einem unregelmäßig geformten Nucleolus

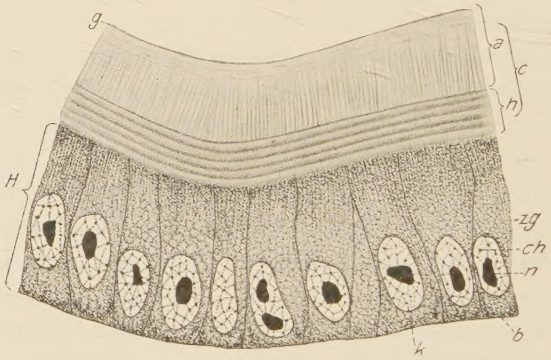


Fig. 1.

Querschnitt durch die Rückendecke des ersten Abdominalsegments einer Larve, 3. Stadium. *a*, Außenlage; *b*, Basalmembran; *c*, Cuticula; *ch*, Chromatin; *g*, Grenzhäutchen; *h*, Hauptlage; *H*, Hypodermiszelle; *k*, Kern; *n*, Nucleolus; *zg*, Zellgrenze. Vergr. 1050.

(*n*) oder zu zwei bis drei großen Klumpen vereinigt, die dann den Eindruck erwecken, als seien mehrere Nucleolen vorhanden. Der Rest des Chromatins ist in Form kleiner Körnchen (*ch*) über das Reticulum verteilt. Über die funktionelle Bedeutung dieses verschiedenen Verhaltens des Chromatins kann ich nichts aussagen, da in benachbarten Zellen der Kern bald einen großen Chromatinklumpen, bald zwei oder mehrere aufweisen kann.

Das Zellplasma besitzt anscheinend wabigen Bau. Besonders in der Umgebung des Kernes, in den mittleren Partien der Zelle, ist eine netzförmige Struktur schön ausgeprägt (Fig. 1). In dem der Basalmembran benachbarten Teil der Zelle ist diese Struktur nicht mehr zu erkennen, da hier das Plasma stark verdichtet und grob granuliert ist. Auch entlang den Zellgrenzen (*zg*) ist eine schwache

Verdichtung des Zellplasmas vorhanden. Der dem Chitin anliegende obere Teil der Zelle ist durch eine feine Längsstreifung des Plasmas ausgezeichnet. Diese Streifen stehen senkrecht auf der Cuticula und lassen sich bisweilen tief in die Zelle hinein bis auf die Höhe des Kernes verfolgen (Fig. 1, 1. Zelle v. links und 3. Zelle v. rechts). Auf diese Struktur wird weiter unten in einem andern Zusammenhang noch einmal zurückgekommen werden.

b. Die Hypodermis der Imago.

Die Hypodermis des Käfers weist entsprechend dem großen Unterschiede in der Stärke der Cuticula der einzelnen Körperregionen wechselnde Verhältnisse auf. Da das Epithel eines frisch geschlüpften Käfers seine höchste Entwicklung besitzt, während es mit zunehmendem Alter des Käfers der Degeneration verfällt, so wurde das Verhalten der Hypodermis an einer Querschnittserie durch einen jungen Käfer untersucht.

In der starkwandigen Kopfkapsel mißt die Hypodermis im Mittel 60—70 μ. Auch in den Kauwerkzeugen zeigen die Zellen keine Abweichung von dieser Durchschnittshöhe. Nur in den Fühlern und Tastern ist das Epithel entsprechend der dünneren Chitindecke flacher (30—40 μ). Unter dem außerordentlich harten Rückenschild erreicht die Hypodermis eine Höhe von 110 μ, und gegen die Ränder des Halsschildes hin steigert sie sich bis 200 μ, so daß der Raum zwischen dem Notum und seinen umgeschlagenen Rändern von dem Epithel ganz ausgefüllt wird (Fig. 16). Auch das Epithel unter Pleuren und Sternum erreicht eine durchschnittliche Höhe von 100 μ.

Die Hypodermis des Mesonotums ist flach; nur unter den verdickten Leisten und Ausstülpungen (Scutellum) dieses dünnen Skeletteils besitzt das Epithel größere Mächtigkeit. Pleuren und Sternum des zweiten Throraxsegmentes haben eine kräftig entwickelte Hypodermis (120—140 μ). Auch im Metathorax ist die Hypodermis des Notums mit Ausnahme einiger Stellen, die gerade unter besonders verdickten Partien dieses Skeletteiles liegen, flacher als die der Pleuren und des Sternums (140 μ).

Die Abdominalsegmente stimmen bis auf die letzten zwei im Verhalten der Hypodermis überein. Das Epithel der weichhäutigen Tergite mißt 10—20 μ, während die Matrix der Sternite eine Höhe von 70 μ erreicht. Die Rückendecke des siebenten und vornehmlich des achten Segmentes ist fester als die der übrigen Segmente. Entsprechend wächst die Dicke der Hypodermis bis zu 40 μ. Das Epithel

der Sternite dieser Segmente zeigt kein Abweichen vom Verhalten in den übrigen Hinterleibsringen.

In den drei Extremitätenpaaren stimmen die Maßverhältnisse der Hypodermis untereinander im wesentlichen überein. Die Coxa besitzt ein ebenso mächtiges Epithel wie die Pleuren und Sternite der Thoraxsegmente. In den Coxen des dritten Beinpaares, die mit dem Metasternum fest verwachsen sind, beträgt die Höhe des Epithels sogar 150 μ. In Trochanter, Femur und Tibia flacht sich die Hypodermis bis unter 40—20 μ ab. Die Hypodermis der Tarsalglieder ist infolge des reichen Haarbesatzes und unter den Saugscheiben des Männchens von ansehnlicher Höhe (100 μ).

Die gelenkige Verbindung des Kopfes mit dem Thorax und der Thoraxsegmente sowie der Abdominalsegmente untereinander wird durch dünne elastische chitinöse Gelenkhäute bewirkt. Die Hypodermis dieser chitinösen Häute ist sehr flach und durchschnittlich nur 5—10 μ hoch.

Da in der Puppe, besonders in reifen Exemplaren, die Hypodermis annähernd gleiches Verhalten zeigt wie bei der Imago, so würde eine eingehende Besprechung der Matrix der Puppencuticula kaum wesentlich Neues liefern. Nur eine Tatsache verdient erwähnt zu werden. Da die Rückendecke des Abdomens eine festere Chitindecke besitzt als beim Käfer, so ist auch die Hypodermis der Tergite der Hinterleibsringe der Puppe im Gegensatz zu der des Käfers wohl entwickelt (45—55 μ).

Diesen außerordentlich starken Schwankungen der Dicke der Hypodermis der Imago steht ein starres Festhalten an einem Grundtyp des histologischen Baues des Epithels in den verschiedenen Körperteilen gegenüber. Zur eingehenden Betrachtung der Hypodermis sei ein Schnitt durch eine ventrale Bauchschiene eines jungen Käfers gewählt, der die Puppenhülle noch nicht verlassen hat (Fig. 2). Die Zellen sind im Vergleich zu den Elementen der Hypodermis der Larve außerordentlich schlank und hoch. Zwischen benachbarten Zellen sind fast immer Zwischenräume vorhanden, so daß sich die Zellen nur mit ihren oberen Enden und in der unmittelbaren Nachbarschaft der Basalmembran berühren. Diese Spalträume sind besonders dann stark entwickelt, wenn die Hypodermiszellen, wie z. B. unter dem Pronotum, die außerordentliche Höhe von 150—200 μ erlangen. In dem flacheren Epithel, etwa der Kopfkapsel, sind die Zellen gedrungener, der Zwischenraum ist auf einen schmalen Spalt zwischen benachbarten Zellen reduziert. Das Epithel der Gelenkhäute

läßt auch diese schmalen Spalträume zwischen den Zellen vollständig vermissen; die sehr flachen und eng aneinander gelagerten Zellen erinnern stark an die Hypodermis der Larven. Das Epithel der Gelenkhäute weicht also ziemlich weit von dem typischen Aussehen der Hypodermis der Imago ab. Die Zellgrenzen sind fast immer scharf ausgeprägt (*zg*).

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der einzelnen Zellen einer Partie der Hypodermis, die das normale Verhalten zeigt, also etwa der in Figur 2 dargestellten Matrix des Sternums eines mittleren Abdominalsegmentes eines Käfers, der im Begriff ist, aus der Puppe auszuschlüpfen.

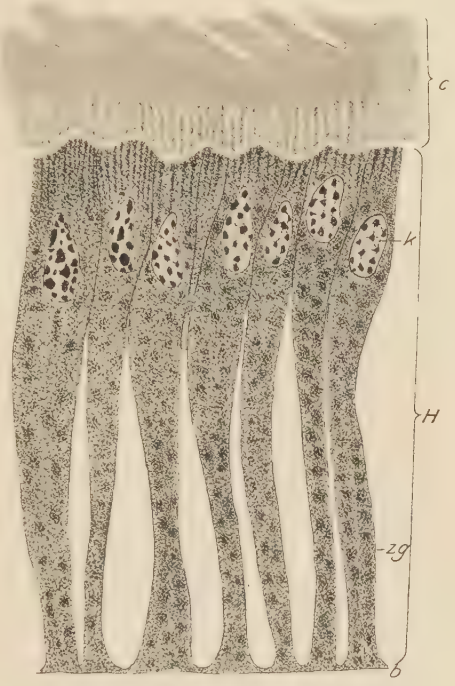


Fig. 2.

Lateraler Sagittalschnitt durch das Sternum eines mittleren Abdominalsegments eines jungen Käfers. *b*, Basalmembran; *c*, Cuticula (in Bildung begriffen); *zg*, Zellgrenze; *k*, Kern. Vergr. 1050.

Das Plasma der Hypodermiszelle kann flockig erscheinen (Fig. 2) oder eine feine netzförmige Struktur besitzen (Fig. 15). Immer aber ist das Plasma des obersten Teiles der Zelle, der an die Cuticula grenzt, besonders dicht. Auch sind die feinen senkrecht auf der Cuticula stehenden Streifen des Plasmas in diesem Teile der Zelle besonders stark ausgeprägt. Zuweilen ist der untere Teil der Hypodermiszellen fast vollständig plasmafrei; ein dichterer Plasmabelag der Zellwandung und Basalmembran ist meist vorhanden. Den der Basalmembran benachbarten Teil der Zelle durchzieht aber nur ein sehr weitmaschiges dünnes Netz von feinen Protoplasmafäden. Ein solches Aussehen zeigten die Zellen z. B. auf einem Schnitt durch die ventrale Schiene eines Abdominalsegmentes (Fig. 17).

Die ovalen, gegen die Umgebung scharf abgegrenzten Kerne sind reich an Chromatin; dasselbe ist in zahlreichen Brocken (*ch*) von wechselnder Größe auf dem Kernnetz verteilt. Ein Nucleolus ist nicht

zu erkennen. Die Kerne (*k*) rücken besonders bei Zellen, die noch in der Bildung des Chitins begriffen sind, nahe an die Cuticula (*c*), wie das schon vor Jahren von Korschelt angegeben und als eine Anteilnahme an der Tätigkeit der Zelle gedeutet wurde (Fig. 2).

Dieses oben beschriebene Aussehen zeigt die Hypodermis nur bei jungen Käfern (frisch geschlüpft); bei älteren Exemplaren bietet sie ein ganz andres Bild. Wenn nämlich die Matrix die Cuticula fertig gebildet hat, so ist damit ihre vornehmste Aufgabe erfüllt. Sie erfährt alsdann eine allmähliche Reduktion, die sich dadurch zu erkennen gibt, daß die Zellen stark an Umfang und Höhe verlieren. Unter der Cuticula eines alten Käfers ist das Epithel so stark abgeplattet, daß man es nur noch an den reduzierten Kernen erkennt. Von der tiefgreifenden Veränderung, welche die Hypodermis eines Käfers während seines Lebens erfährt, geben die beiden Fig. 16 und 12 Zeugnis. Die hohe, kräftig entwickelte Hypodermis unter dem Pronotum eines jungen Käfers (Fig. 16) ist beim alten Tier (an der gleichen Stelle) zu einem flachen unscheinbaren Epithel zusammengesunken (Fig. 12 *H*).

Es hat sich in den obigen Ausführungen gezeigt, daß ein scharfer Unterschied zwischen der Hypodermis der Larven und der Hypodermis der Puppe und Imago besteht. Diese Gegensätze seien noch einmal gegenübergestellt. Das Epithel der Imago ist durchschnittlich bedeutend höher als das der Larve, abgesehen von dem Zurücktreten nach Erfüllen seiner Hauptfunktion. Während die Hypodermis der Larve nur geringe Schwankungen der Dicke in den verschiedenen Körperregionen zeigt, weist die der Imago stark wechselnde Verhältnisse auf. Das Epithel der Larve besteht aus mäßig hohen, meist dicht aneinander gedrängten Zellen; hingegen finden sich zwischen den hohen und schlanken Zellen der Körperdecke des Käfers Spalträume. Das Plasma der Hypodermiszellen der Larve zeigt häufig einen schön ausgeprägten waben- oder netzförmigen Bau, während diese Struktur beim Käfer nicht so klar hervortritt, weil das Plasma hier dichter, granuliert und flockig erscheint. Besonders scharf ist der Unterschied zwischen dem Kern der Larven- und der Käferhypodermis. Der Hypodermiszellkern der Larve besitzt einen Nucleolus oder zwei bis drei große unregelmäßig geformte Chromatinbrocken. Dagegen ist nur ganz wenig Chromatin in Form feiner Körnchen über das Reticulum verteilt. Der Hypodermiszellkern der Imago ist bedeutend chromatinreicher. Das Chromatin liegt in zahlreichen großen Brocken auf dem Reticulum verteilt; ein Nucleolus ist nicht sicher zu erkennen. Die Hypodermis der Larve nimmt beim Durchlaufen

der drei Altersstadien fortwährend an Mächtigkeit zu. Bei der Imago besitzt sie ihre höchste Entwicklung, wenn der Käfer aus der Puppe ausschlüpft. Nach Erfüllung ihrer Hauptfunktion, der Bildung des Chitinpanzers, verfällt sie einer starken Reduktion.

Im Anschluß an diese Ausführungen über die Hypodermis mögen noch einige Worte über die Basalmembran folgen.

Die Basalmembran (Fig. 2*b*) grenzt die Hypodermis nach innen ab. Die Epithelzellen sitzen ihr dicht auf. Sie bildet auf Schnitten (ventrale Bauchschiene) eine homogene, stark lichtbrechende Linie von mäßiger Dicke (Fig. 2*b*), an der ich selbst mit den stärksten Vergrößerungen keine Struktur erkennen konnte. Sie zeigt in allen Körperregionen durchaus das gleiche Verhalten. Es muß unentschieden bleiben, ob die Membran epithelialer oder bindegewebiger Natur ist.

In der Literatur wird diese Frage bald in dem einen bald in dem andern Sinne beantwortet. Dieser Zwiespalt der Meinungen spiegelt sich auch in den großen zusammenfassenden Darstellungen ab. Was speziell diese Verhältnisse bei den Insekten anbelangt, so ist z. B. Berlese in »Gli Insetti« nicht in der Lage, dieser Frage gegenüber einen festen Standpunkt einzunehmen. Auch in der vergleichenden Untersuchung Vignons (Recherches de Cytologie générale sur les Epithéliums), die sowohl die Basalmembran bei Insekten, als auch in andern Tierklassen eingehend behandelt, bleibt diese Frage unentschieden. In einem zusammenfassenden Referat in den Ergebnissen der Anatom. u. Entw. -Gesch. »Epithelium« erklärt Merkel alle Basalmembranen für Bindegewebe; zweifellos hat der Autor vorwiegend Objekte aus der Reihe der Wirbeltiere im Auge. Interessant ist nun, daß Bonnet (wie aus einer Fußnote des Merkelschen Referats hervorgeht) dieselben Gebilde für Abscheidungen des Epithels hält.

Ist die Membran ein epitheliales Gebilde, so muß sie eine Absonderung oder Abscheidung ähnlich wie die Cuticula sein; sie wäre dann eine dünnere oder dickere homogene Lamelle, die allerdings wie Bütshli und Sukatschoff gezeigt haben, auch eine Struktur, nämlich die Struktur der geronnenen Substanzen, aufweisen kann.

Besitzt die Membran jedoch bindegewebigen Charakter, so muß sie durch Verschmelzung von Bindegewebszellen oder deren Fibrillen entstanden sein. Tatsächlich beschreibt Mayer in den Flügeln von Schmetterlingen und Motten eine Basalmembran, an der sich deutliche kleine Kerne finden. Die Membran ist also sicher bindegewebiger Natur.

Bei *Dytiscus* ist, wie oben schon gesagt wurde, an der Basalmem-

bran, selbst mit starken Systemen, keine Struktur zu erkennen. Dieser Umstand würde für eine Entstehung, Abscheidung, aus dem Epithel sprechen. Gegen eine Herausbildung aus Bindegewebe spricht, daß an der Membran keine Spur von Zellkernen oder Zellbezirken, oder eine Zusammensetzung aus Fibrillen zu erkennen ist. Anderseits kenne ich das Bindegewebe und sein Verhalten während der Entwicklung des Käfers zu wenig, um mit Sicherheit die Entstehung der Membran aus dem Bindegewebe zu verneinen.

II. Die Cuticula.

Wie schon vorher erwähnt wurde, hat die Körperdecke, besonders aber das Chitin des Arthropodenkörpers hinsichtlich seiner Struktur und seiner Entstehung von jeher das Interesse der Forscher erregt. Noch in letzter Zeit ist eine Arbeit von Kapzov (1911) erschienen, »Untersuchungen über den feineren Bau der Insektencuticula«, die sich speziell das Studium der Cuticula der Coleopteren zur Aufgabe macht. Von gleicher Wichtigkeit ist Biedermanns Arbeit »Geformte Secrete«, die ebenfalls eine sehr eingehende Beschreibung der Käfercuticula gibt, die aber darüber hinausgehend allgemeine Gesichtspunkte für die Beurteilung von geformten Zellprodukten sucht. In diesen beiden Arbeiten, besonders in der ersten, ist eine gute Zusammenstellung der älteren Literatur gegeben. Biedermann bespricht die Arbeiten von H. Meyer 1842, Leydig 1855, Schmidt 1845, Köllicker 1858, Valentin, v. Ebner 1882. Kapzov referiert über die Arbeiten von Meyer, Bernhard-Deschamps 1844, Schmidt, Leydig, Häckel 1857, Köllicker, Graber 1874, Viallanes 1882, Jaworowski 1885, Schneider 1887, Chatin 1892, Zander 1897, Janet 1898, Pantel 1898, Vignon 1901, Holmgren 1902.

Hier soll darauf nicht wieder von Neuem, sondern nur soweit als unbedingt nötig eingegangen werden; hauptsächlich wird dies mit den Arbeiten von Biedermann und Kapzov geschehen. Die Ansichten dieser beiden Forscher über den feineren Bau der Insektencuticula gehen recht weit auseinander. Biedermann nimmt an, daß die Chitindecke der Insekten aus sehr feinen Fibrillen aufgebaut ist, während Kapzov dem Chitin einen wabigen Bau zuschreibt. In der Schilderung der gröberen Strukturverhältnisse stimmen beide Forscher überein.

a. Die Cuticula der Larve.

Der Körper der Larve von *Dytiscus marginalis* zerfällt in die drei Abschnitte, Kopf, Thorax und Abdomen. Der Kopf wird von einer

festen Chitinkapsel umhüllt. Die Cuticula eines Thorax- oder Abdominalsegmentes bildet einen Ring. Das Tergit, die Rückenplatte, sowohl wie das Sternit, die Bauchplatte eines Segmentes, sind besonders stark chitinisierte Teile dieses Ringes. Seitlich werden die Tergite und Sternite durch eine Gelenkhaut verbunden. In dieser Gelenkhaut sind kleine Bezirke zu Chitinplatten erhärtet; sie werden als Pleuren bezeichnet. Die aufeinanderfolgenden Segmente des Körpers sind wie die Ringe eines Fernrohres miteinander verbunden, indem das hintere Segment mit seinem vorderen Rand unter das Ende des vorhergehenden Segmentes reicht. Eine Gelenkhaut verbindet die Skeletringe der beiden Segmente.

Die Chitindecke eines vorderen Abdominalsegmentes einer alten Larve des dritten Stadiums besitzt etwa folgende Dicke: das Tergit 150 μ, das Sternit 370 μ; die Gelenkhaut zwischen beiden 220 μ. Dennoch bestehen Tergit, Gelenkhaut und Sternit annähernd aus der gleichen Zahl von Lamellen; allerdings sind dieselben im Tergit dichter aufeinander gelagert als im Sternit. Da also die harten Skeletstücke aus gleichviel Lamellen wie die weichen Gelenkhäute bestehen, so erklärt sich auch das oben beschriebene Verhalten der Hypodermis der Larven. Die Matrix ist unter dem Tergit eines Abdominalsegmentes ebenso hoch, wie unter der Gelenkhaut zwischen Tergit und Sternit, weil sie zur Bildung des Tergit sowohl wie der Gelenkhaut die gleiche Zahl von Lamellen hervorbringen mußte.

Kopf, Thorax und die vorderen Abdominalsegmente sind kräftiger gepanzert als die letzten Bauchringe und die Extremitäten. Nach dem Eintritt in ein neues Larvenstadium, nach der Häutung, erfolgt die Neubildung der Cuticula, die ihre größte Dicke kurz vor der Häutung in ein neues Larvenstadium erreicht. In den drei aufeinanderfolgenden Larvenstadien steigert sich die maximale Dicke der Cuticula und erreicht ihren höchsten Grad vor der Verpuppung.

In allen drei Larvenstadien und in allen Regionen einer Larve besitzt die Cuticula im wesentlichen übereinstimmenden Bau. Querschnitte durch ein vorderes Abdominalsegment einer alten Larve (drittes Stadium) (Fig. 3) zeigen, daß sowohl die harten Platten, als auch die Gelenkhäute, aus übereinandergeschichteten Lamellen bestehen. Die Lamellen zeigen jedoch keineswegs gleiche Beschaffenheit in allen Körperregionen, vielmehr sind in dieser Beziehung in den verschiedenen Teilen des Panzers Unterschiede vorhanden.

Ein Querschnitt durch das Tergit eines Abdominalsegmentes einer

alten Larve (drittes Stadium) läßt in dem Chitin mehrere Schichten erkennen. Diese einzelnen Schichten bestehen ihrerseits aus einer Anzahl gleichartiger Lamellen, welche zu einer Lage vereinigt sind.

Die äußerste Schicht, nach Kapzov die »Außenlage« (Fig. 3*a*), besteht aus etwa zehn Lamellen, die an manchen Stellen des Panzers so dicht aufeinander gelagert sein können, daß die einzelnen Lamellen kaum zu erkennen sind. Am ungefärbten Schnitte ist die Außenlage durch einen gelblichen Farbton ausgezeichnet. Nach außen wird die Schicht durch ein sehr dünnes Häutchen (etwa 1 μ Dicke) begrenzt, das »Grenzhäutchen« Bütschlis (Fig. 3*g*). Dieses Häutchen ist, wie

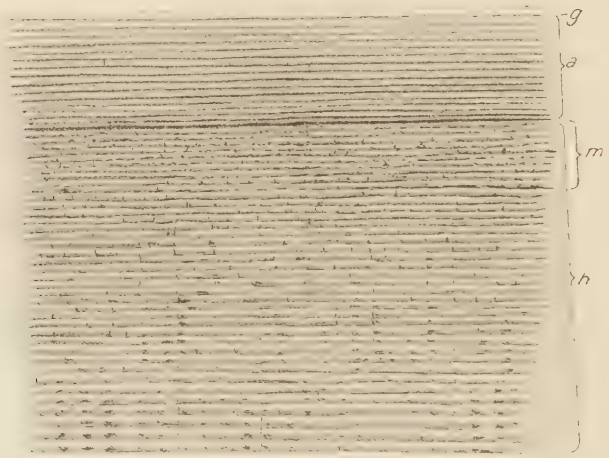


Fig. 3.

Querschnitt durch das Notum des Prothorax einer alten Larve drittes Stadium. *a*, Außenlage; *g*, Grenzhäutchen; *h*, Innenlage; *m*, Mittellage. Vergr. 600.

Bütschli gezeigt hat, in 35%iger HCl unlöslich, während die gesamten übrigen Lamellen sich beim Kochen in Salzsäure oder bei längerer Einwirkung der Säure in der Kälte lösen. Kapzov beschrieb außerhalb des Grenzhäutchens noch eine lockere Lage, die aus einem sehr losen Wabenwerk mit großen ungleichmäßigen Waben bestehen soll. Fig. 3 zeigt die Grenzlinie dieser Schicht, über deren Bedeutung auch Kapzov im Unklaren blieb. Gegen die tiefer gelegenen Lamellen ist die Außenlage scharf abgesetzt; starke Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin und Anilinfarben ist für sie charakteristisch.

Die unter der Außenlage gelegene »Innenlage« oder »Hauptlage« (Fig. 3 *h*) umfaßt die gesamten übrigen Lamellen bis hinab zu den Hypodermiszellen. Sie ist bei einer Dicke von 100 μ etwa sechsmal

so hoch wie die Außenlage. Sie besteht aus etwa 40 Schichten (Fig. 3 *h*). Diese Innenlage ist jedoch nicht durchweg gleichmäßig gebaut, sondern man kann eine obere dichtere Zone, die »Mittellage« (Fig. 3 *m*), und eine lockere untere Region unterscheiden. Die der Hypodermis aufliegenden Lamellen sind bedeutend dicker als die der oberen dichteren Zone. Die Außenlage ist leichter färbbar als die Innenlage. Kapzov beschreibt das umgekehrte färberische Verhalten.

Nach Kapzov soll »die Cuticula zuweilen auch zwei Mittellagen haben, z. B. folgendermaßen: Außenlage, Mittellage — eine dünne Schicht vom Charakter der innersten Lage —, dann wieder eine Mittellage, und endlich die Innenlage.«

Die Gelenkhaut zwischen Tergit und Sternit eines Abdominalsegmentes besteht aus einer stark gefalteten Außenlage mit Grenzhäutchen und lockerer Außenschicht und aus einer vollständig gleichmäßig gebauten Innenlage. Die Lamellen des Tergits gehen kontinuierlich in die der Gelenkhaut über; sie weichen jedoch in der Gelenkhaut etwas weiter auseinander, und dadurch wird die Dicke dieser Schicht im Vergleich zu der des Tergit bedeutend gesteigert.

Das Sternit eines Abdominalsegmentes läßt an Schnitten eine Außenlage erkennen, die auch von einem Grenzhäutchen abgeschlossen wird. Die außerordentlich stark entwickelte Hauptlage wird von sehr locker aufeinandergefügten Lamellen gebildet. Gegen die Hypodermis hin wächst die Dicke der Lamellen.

Die Rückenplatten der einzelnen Segmente zeigen in der Nähe der vorderen Kante eine in der Medianebene des Tieres verlaufende faltenförmige Vorwölbung der Cuticula in die Leibeshöhle hinein (Fig. 3, Kapzov). Kapzov bildet einen Schnitt durch diese Region ab, der sehr schön die halbkreisförmige Biegung aller Lamellen nach innen der Falte folgend erkennen läßt.

Diese Beschreibung des gröberen Aufbaues des Chitinpanzers der Larve deckt sich vollkommen mit den Ausführungen Kapzovs über diesen Gegenstand. Dieser Autor hat dann weiterhin auch die feinsten Strukturen der einzelnen Lamellen untersucht; er kommt zu dem Schluß, »daß der feinere Bau des Chitins in den verschiedenen Schichten (oder Lagen) ein wechselnder, im Prinzip jedoch ein ausgesprochen wabiger ist«. Er entwickelt diese Auffassung vom Bau des Chitins, auf die zweifellos die Arbeiten seines Lehrers Bütschli stark eingewirkt haben, an Hand sehr klarer Zeichnungen. Eine Nachprüfung dieser Ausführungen liegt außerhalb des Rahmens dieser Arbeit. Dennoch wurden dünne Schnitte (2 μ) durch das Chitin hergestellt, ohne

daß dasselbe vorher durch Maceration erweicht worden wäre. Die Schnitte wurden, wie Kapzov angegeben hat, mit Eisenhämatoxylin nach Bütschli gefärbt. Die so erhaltenen Bilder waren aber leider nicht so klar wie Kapzovs Zeichnungen. Wohl waren zwischen den einzelnen Lamellen feine Verbindungen zu erkennen. Die Lamellen schienen nach oben und unten fein ausgefranst zu sein, und die Fransen der übereinander liegenden Lamellen schienen sich zu vereinigen. Ob diese Fransen Wände eines sehr feinen Wabenwerks sind, wie es Kapzov behauptet, wage ich nicht zu entscheiden, da ich mich auf Grund meiner Untersuchung der wenigen gelungenen Schnitte, die mir vorlagen, zu einer Kritik der Kapzovschen Ausführungen nicht befähigt halte.

Bemerkenswert ist, daß diese senkrechten Verbindungen zwischen den Lamellen eine bedeutende Stärke erreichen können. Wenn diese Verbindungen, wie in den untersten Lamellen von Fig. 3 und in der Außenlage von Fig. 1 *a* in mehreren aufeinander folgenden Lamellen senkrecht übereinander stehen, so können sie (wie Kapzov in seiner Fig. 2 abbildet) eine senkrechte Streifung hervorrufen, die fast den Eindruck der horizontalen Streifung überwiegt.

b. Die Cuticula der Puppe.

Die Cuticula der Puppe zeigt am ganzen Körper ein durchaus gleichförmiges Bild. Ihre Höhe beträgt in einer alten Puppe 30—40 μ, und nur auf der dorsalen Seite des Thorax steigt dieser Betrag bis zu 50—60 μ. Irgendwelche Differenzierungen an bestimmten Körperregionen, wie z. B. beim Käfer, sind nicht vorhanden.

Diese Einfachheit des Baues der Cuticula ist zweifellos eine Folge der Lebensweise der Puppe. Da die Puppe während ihres ganzen Lebens in der Erde vergraben liegt, bedarf sie nicht des dicken Panzers der Larve, um gegen Feinde geschützt zu sein. Anderseits liegt keine Veranlassung vor, irgendwelche Partien der Cuticula zu verstärken, um so etwa der Muskulatur wirksame Fixpunkte zu geben; die einzigen Bewegungen, welche die Puppe ausführt, sind Zuckungen des Abdomens.

Wie zu erwarten, zeigt auch der feinere Bau der Cuticula an allen Punkten denselben Typ. Derselbe soll an einem Schnitt durch die dorsale Decke eines Abdominalsegmentes erläutert werden (Fig. 4). Die Cuticula der Puppe besitzt im wesentlichen einen mit dem der Larve sehr übereinstimmenden Bau. Die Außenlage (*a*) mit etwa 10 bis 15 Lamellen ist die mächtigste Schicht der ganzen Körperdecke. Das Grenzhäutchen (Fig. 4 *g*) tritt auch hier an Schnitten als eine

stark lichtbrechende Linie hervor. Die Innenlage (*hp*) ist stark abgesetzt gegen die Außenlage. Die oberste Schicht der Innenlage, die Mittellage (*m*), ist außerordentlich fein strukturiert im Gegensatz zu der untersten Schicht, deren Lamellen eine bedeutende Dicke aufweisen (Fig. 4). Das Bild ist nach einem Schnitt durch die Rückendecke eines Abdominalsegmentes einer Puppe gezeichnet, die kurz

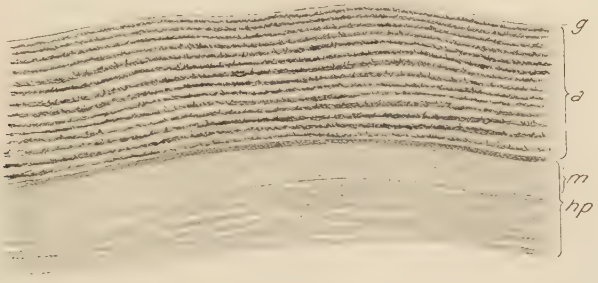


Fig. 4.

Schnitt durch die Cuticula der Rückendecke eines mittleren Abdominalsegmentes der Puppe. *a*, Außenlage; *g*, Grenzhäutchen; *hp*, Innenlage; *m*, Mittellage. Vergr. 950.

vor der Häutung steht; die alte Cuticula ist schon vom Körper abgehoben, die ersten Lagen der Käfercuticula sind bereits gebildet.

Ich lasse es dahingestellt, ob die Figur das normale Verhalten der untersten Schicht (*hp*) zeigt, oder ob diese Lamellen schon von der Häutungsflüssigkeit stark angegriffen worden sind. Plotnikow hat gezeigt, daß z. B. bei *Tenebrio molitor* der größte Teil des Dermas der alten Cuticula von der Häutungsflüssigkeit zerstört wird.

c. Die Cuticula der Imago.

Die gröbere Morphologie des Chitinskelets der Imago von *Dytiscus marginalis* ist schon von Euscher untersucht worden. Ein nochmaliges Eingehen auf diesen Gegenstand erübrigt sich also. In diesem Kapitel soll nur der feinere Bau des Chitins untersucht werden.

Über den feineren Bau der Cuticula der Imago von *Dytiscus marginalis* liegt bisher keine Beschreibung vor. Nur Köllicker macht einige Bemerkungen über die Elytren des Käfers, die weiter unten erwähnt werden sollen.

Wie zu erwarten war, zeigt die Cuticula unseres Käfers, von kleinen Verschideenheiten abgesehen, sehr ähnliche Verhältnisse des Aufbaues, wie sie von Biedermann bei *Lucanus cervus* z. B. klargelegt und von Kapzov an dem selben Objekt nachgeprüft worden sind. Zur Unter-

suchung des Baues der Cuticula wurden dünne (2 μ) Schnitte durch das Notum des Prothorax nach 24stündiger Maceration in 5%iger KOH hergestellt. Ferner wurden Flächenschnitte von Elytren und mit der Nadel abgezogene Lamellen untersucht.

Am Querschnitt durch die dorsale Chitindecke des Prothorax kann man zwei Schichten in dem Chitin erkennen, eine äußere dünne, braun gefärbte Lage, die Emailleschicht Biedermanns oder das Epiderma nach Berlese (epidermide) Fig. 8 *Ep* und eine innere bedeutend mächtigere Schicht, die Balkenschicht oder das Derma (Berlese) Fig. 8 *D*.

1. Das Derma.

Das Derma besteht aus einer Reihe von übereinander geschichteten Lamellen, die sich mit starker Vergrößerung in feinere Elemente auflösen lassen. Jede einzelne Lamelle besteht aus Chitinstäben oder Bändern (*ba*), die dicht aneinander gereiht sind und alle dieselbe Verlaufsrichtung haben. Die Richtung der Balken in übereinanderliegenden Schichten ist um 60° gedreht, so daß von vier übereinanderliegenden Lamellen jedesmal die Elemente der ersten und vierten gleiche Richtung haben (Fig. 5). Diese Tatsache war bereits Köllicker bekannt.

Der Querschnitt der Balken ist ein Rechteck, das auf der schmalen Kante steht. Die Ecken sind häufig abgerundet. Da aber der Schnitt in den meisten Fällen die Balken nicht senkrecht zur Verlaufsrichtung trifft, so ist die Schnittfläche sehr oft ein langgezogenes Rechteck, das auf der langen Kante liegt (Fig. 5). In den äußeren Lamellen sind die Chitinbänder dünner als in den tiefer gelegenen der Hypodermis benachbarten Lagen. Ihre Querschnitte sind aber keineswegs immer so regelmäßig begrenzt; die tieferen Schichten in Fig. 5 lassen die Mannigfaltigkeit der Form der Balken erkennen.

Für diese starken Veränderungen der Form der Querschnitte kann man vielleicht eine bestimmte Ursache angeben. Die Balken haben nur eine gewisse Länge; ihre Enden scheinen zugespitzt und unregelmäßig begrenzt zu sein. Es erklären sich vielleicht die Bilder in den unteren Lamellen von Fig. 5 so, daß der Schnitt hier gerade eine Stelle getroffen hat, wo die Balken einer Lage endigen. Biedermann hat schon darauf aufmerksam gemacht, daß sogar in ein und derselben Lamelle die Richtung der Bänder sich ändern kann, ähnlich wie sie in übereinanderliegenden Lagen wechselt. Wenn man in einem Querschnitt auf einen Balken einstellt, der vollständig längs getroffen ist, so kann man zuweilen bei tiefer Einstellung eine schwache verticale

Streifung in dem horizontal gestreiften Chitinstab erkennen. Diese senkrechten Streifen sind die Kanten der Querschnitte von Balken, die hinter dem längsgetroffenen liegen und gegen ihn unter einem Winkel von 60° geneigt sind.

Kapzov hat bei *Lucanus cervus* »zwischen den benachbarten Balken senkrecht zur Cuticulaoberfläche aufsteigende faserähnliche Gebilde« beschrieben. »Zerzupfte Schnitte zeigen, daß diese Fasern ganz flach sind, also eher flache Bänder darstellen. Diese Faserbündel verzweigen sich, umfassen die Balken, oder biegen um, und laufen nun den Schnittflächen parallel. Eigentümlich ist ihr Verhalten an Stellen, wo der Schnitt eine Balkenlage längs getroffen hat und zwischen zwei

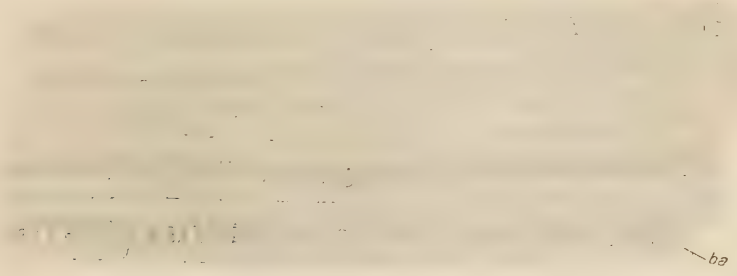


Fig. 5.
Einige Balkenlagen aus dem Pronotum des Käfers (Querschnitt). *ba*, Balken. Vergr. 730.

benachbarten Balken hindurchgegangen ist. Die Faserbündel, welche in der angrenzenden Lage in den engen Spalten zwischen je zwei Balken verliefen, und daher schmal waren, breiten sich nun plötzlich aus, um sich dann wieder zu verengen oder zu verlieren. Es kommt auch vor, daß einige Elemente solcher Faserbündel der Schichtfläche parallel weiterziehen. In einigen Fällen schien es mir, als ob die Faserbündel der spitz ausgezogenen Balkenkante ihren Ursprung verdanken oder von ihr verstärkt werden.«

Auch Biedermann beschreibt derartige aufsteigende Fibrillen, z. B. bei *Dynastes hercules* als »rundliche Stränge oder glatte Bänder, die durch die übereinanderliegenden sich kreuzenden Spalträume gebildeten Porenkanäle erfüllen und die Schicht daher senkrecht durchsetzen. Durch solche, die einzelnen Lamellen gewissermaßen zu einem Ganzen verbindenden Fasern wird die Festigkeit solcher Chitinbildungen noch ganz wesentlich gesteigert.« Bei *Dytiscus* konnten diese aufsteigenden Fibrillen nicht sicher festgestellt werden. Nur bei jungen, in Bildung begriffenen Balkenlagen waren zwischen den einzelnen

Elementen Bündel von aufsteigenden Fibrillen zu erkennen, die in ihrem unteren Teil plasmatischer Natur sind und allmählich distalwärts in Chitin übergehen (Fig. 15). Auch Kapzov läßt diese Fibrillen aus den feinen Plasmafortsätzen hervorgehen, die sich zwischen die Balkenanlagen hinein von den Hypodermiszellen aus erstrecken.

Betrachtet man einige Lamellen des Chitins, die mit der Nadel abgezogen worden sind (Fig. 6), so erkennt man, daß die

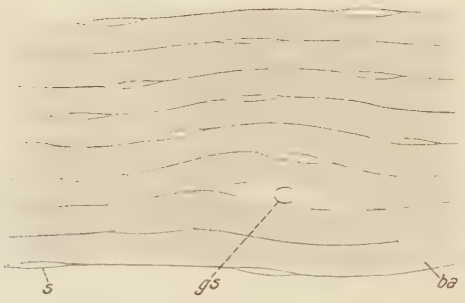


Fig. 6.

Aufsichtsbild auf eine isolierte Lamelle von der Elytre des Männchens. *ba*, Balken; *gs*, großer Spaltraum mit Ausführungsgang einer einzelligen Hautdrüse; *s*, Spaltraum. Vergr. 530.

Balken (*ba*) sehr dicht nebeneinander verlaufen (Fig. 6). Die Chitinbänder zeigen eine feine Längsstreifung, die nach Biedermann auf eine Zusammensetzung aus äußerst dünnen Fäserchen schließen läßt. Nur

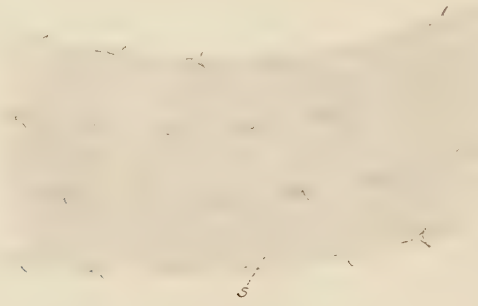


Fig. 7.

Drei übereinanderliegende Lamellen von der Elytre des Männchens. Die sich überdeckenden Spalträume *s* der drei Lamellen bilden die hellen Sternchen. Vergr. 800.

in gewissen Entfernungen treten schmale Spalten (*s*) zwischen den Balken auf, die durch ein Auseinanderweichen der Elemente an diesen Stellen bedingt sind. Die Längsachse dieser Zwischenräume stimmt mit der Verlaufsrichtung der Balken überein. Die Spalten sind in übereinanderliegenden Lamellen so angeordnet, daß sie sich mit einem

Ende senkrecht übereinander befinden. Wenn also das Präparat aus drei Lamellen besteht, so ist das Chitin mit hell leuchtenden dreistrahligen Sternchen übersät, die dadurch gebildet werden, daß die Spalträume der tieferen Lagen durchschimmern. Der Winkel zwischen den Strahlen beträgt 120° (Fig. 7).

Durch diese übereinandergelagerten feinen Schlitze zwischen den Chitinbalken werden enge Kanälchen gebildet, die Porenkanälchen, welche von der Hypodermis aus die ganze Cuticula durchziehen. Außer diesen Spalten sind zuweilen zwischen den Balken größere Lücken vorhanden (*gs*). Dieselben lassen in ihrer Mitte einen Kreis erkennen. Vielleicht handelt es sich um die Ausführungsgänge der einzelligen Hautdrüsen, die wie die Porenkanäle die Cuticula durchsetzen (Fig. 6 *gs*).

2. Das Epiderma.

Das Epiderma (Fig. 8 *Ep*), die äußerste Schicht des Chitins, besitzt eine Dicke von 3—5 μ. Es zeigt eine scharfe verticale Streifung,

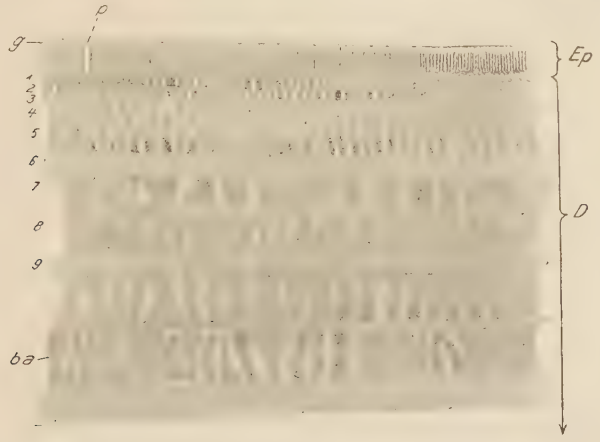


Fig. 8.

Querschnitt durch das Pronotum des alten Käfers. *ba*, Balken; *D*, Derma; *Ep*, Epiderma; *g*, Grenzhäutchen; *p*, Porenkanal der einzelligen Hautdrüse. Vergr. 1120.

so daß es fast den Eindruck eines Stäbchensaumes macht. Biedermann beschreibt die Emailleschicht bei *Cetonia aurata* direkt als Stäbchensaum. Nach außen ist das Epiderma durch das Grenzhäutchen begrenzt, das auf Schnitten als eine stark lichtbrechende Linie erscheint. Das Epiderma besitzt braune Färbung; dieser Farbton greift jedoch auch auf die obersten Lamellen des Dermas über und schwindet allmählich gegen die tiefer gelegenen Schichten hin. Diese obersten braun

gefärbten Lamellen des Dermas lassen in Fig. 8, besonders Lamelle 1 und 2, die Balken deutlich erkennen. Die Lagen sind sehr dünn und dementsprechend die einzelnen Balken sehr zart. An andern Stellen desselben Querschnittes durch das Pronotum waren die Balken und Lamellen unter dem Epiderma nicht so gut zu erkennen; das Chitin sah wie ein weitmaschiges, unregelmäßiges Wabenwerk aus. Die Lamellen 4 und 5 der Fig. 8 geben einen Begriff von diesem Verhalten des Chitins. Über die Zugehörigkeit dieser Schicht zum Derma kann aber kein Zweifel bestehen, weil an günstigen Stellen die Struktur der Lamellen und Balken, also die typische Struktur des Dermas, deutlich ausgeprägt ist (Fig. 8, Lamelle 1 u. 2).

Zwischen der letzten Balkenlage des Dermas (Fig. 8, Lamelle 1) und dem vertical gestreiften Epiderma liegt eine dünne Schicht, deren Struktur ich nicht zu erkennen vermochte. Infolgedessen muß es unentschieden bleiben, ob diese Schicht zum Epiderma oder zum Derma zu rechnen ist. Weiter unten wird noch einmal auf diesen Punkt eingegangen werden.

Wesentlich andre Verhältnisse müssen nach Kapzovs Beschreibung bei *Lucanus cervus* vorliegen. Das Epiderma (die Außenlage) der Elytren besteht aus »einem ganz einfachen Wabenwerk, ohne jede Fibrillenbildung«. Weiterhin sagt Kapzov: »Die Waben haben die Tendenz, sich senkrecht zur Körperoberfläche zu stellen, wodurch die Verticalstreifung entsteht, welche für die Außenlage charakteristisch ist.« Leider hat Biedermann diese Verhältnisse bei *Lucanus cervus* nicht untersucht. Bei *Dytiscus* ließ sich nicht feststellen, ob die Streifung, der Stäbchensaum, durch in Reihen angeordnete Wabenzüge hervorgerufen wird, da das Epiderma nur eine Dicke von 3 bis höchstens 5 μ besitzt, also nur $^1/_{30}$ der Dicke der Cuticula (110 μ), wohingegen bei *Lucanus cervus* diese Schicht ein Viertel der Dicke der Cuticula ausmacht.

Unter dem Grenzhäutchen der Außenlage von *Lucanus cervus* befindet sich nach Kapzov »ein regelrechter Alveolarsaum«. Vielleicht entspricht dieser Alveolarsaum der vertical gestreiften Partie des Epidermas von *Dytiscus marginalis*. Ein Vergleich der wabigstrukturierten Hauptschicht des Epidermas von *Lucanus cervus* mit den obersten braungefärbten Lagen des Dermas von *Dytiscus* ist jedoch nicht angängig, da, wie oben auseinandergesetzt wurde, die Zugehörigkeit der Lamellen 1—6 (Fig. 8) zum Derma wohl außer Zweifel sein dürfte.

Die Oberfläche des Epidermas zeigt eine sehr feine gleich-

mäßig wabenartige Felderung, indem dunkle Linien helle Bezirke umrahmen (Fig. 9 *w*). Bei tiefer Einstellung des Mikroskops tritt in den unteren Schichten eine Netzstruktur hervor. Auf Flächenschnitten durch die oberen Lagen der Cuticula erkennt man diese

Fig. 9.

Aufsichtsbild auf die Elytre des Männchens bei verschieden hoher Einstellung. *ha*, Härchen; *kl*, kolbenförmige Sinnesorgane; *w*, wabenartige Felderung der Emailleschicht; *v*, Chitinpfeiler. Vergr. 120.

Netzstruktur besser (Fig. 10). Unregelmäßige Vielecke, in der Mehrzahl jedoch Sechsecke, werden von hellen Linien begrenzt. Die dunklen Felder lassen eine schwach wabige Struktur erkennen; ebenso zeigen

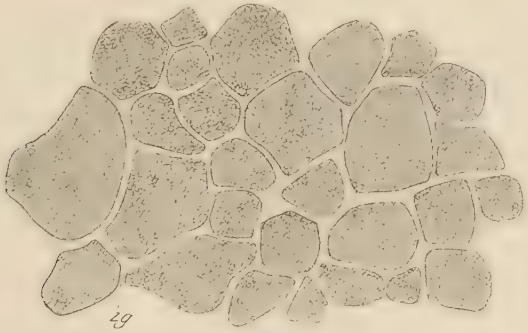


Fig. 10.

Flächenschnitt durch die Elytre des Männchens dicht unter dem Epiderma. *zg*, Zellgrenzen. Vergr. 400.

die hellen Grenzlinien eine feine Zeichnung. Diese Linien entsprechen nach Kapzov den Zellgrenzen der Hypodermis. Der Autor konnte bei *Lucanus cervus* an einer Serie von aufeinanderfolgenden Flächenschnitten verfolgen, wie diese Netzstruktur in den unteren Schichten

des Epidermas allmählich stärker hervortritt, bis die den Zellgrenzen entsprechenden Linien zu festen Strängen und schließlich zu den Balken der obersten Lamelle des Dermas werden, während das Wabenwerk in den Feldern jenen Fibrillen oder Bändern entspricht, die sich durch die einzelnen Balkenlagen hindurchziehen und sich in der Höhe der obersten Balkenschicht stark verbreitern.

Bei *Dytiscus* können die Verhältnisse so liegen, wie sie Kapzov bei *Lucanus* beschreibt. An Querschnitten, Fig. 8, war zwischen der letzten Balkenlage und dem scharf senkrecht gestreiften Epiderma nur eine schmale Zwischenlage zu erkennen, deren Struktur sich nicht feststellen ließ. Durch diese Schicht muß der Flächenschnitt geführt sein, der jene Felderung zeigt. Das Studium dieser Verhältnisse ist bei *Dytiscus* dadurch erschwert, daß die ersten Balkenlagen schon in einer Entfernung von nur 5 μ von der Oberfläche auftreten.

3. Die Chitinzapfen der Elytren und des Pronotums.

In diesem Zusammenhang möchte ich auf eine sehr merkwürdige Struktur des Chitins hinweisen, die zu erkennen ist, wenn man die Elytren eines Männchens von *Dytiscus marginalis* bei enger Blende mit mäßig starker Vergrößerung bei tiefer Einstellung betrachtet. In dem Chitin leuchten helle gelb gefärbte kreisrunde oder schwach ovale Bezirke auf. Diese lassen eine konzentrische Streifung um ein in der Mitte gelegenes, aus der Tiefe der Cuticula aufsteigendes, stark gelbbraun gefärbtes, haarartiges Gebilde erkennen (Fig. 11 *v*). Diese Struktur liegt unter der Emailleschicht, gehört also vollständig dem Derma an. Das Epiderma überdeckt diese Bildungen, ohne sich dabei grubenförmig einzusenken, so daß man bei auffallendem Licht nichts von jener Struktur bemerkt. Biedermann beschreibt diese Gebilde in den Elytren einer Anzahl von Käfern, z. B. bei *Oryctes nasicornis*, *Rhynchophorus Phoenicis*, *Cybister Owas*. Diese Gebilde sind in den Elytren von *Dytiscus marginalis* in Reihen angeordnet, die in der Längsrichtung über die Elytren hinziehen. Beim Männchen finden wir sie besonders zahlreich; sie sind in etwa 25 Längsreihen angeordnet (Fig. 11). Beim Weibchen liegen sie in den Längsfurchen der Elytren.

Biedermann hat gezeigt, daß diese Gebilde die zapfen- oder pfeilerartigen Verbindungen zwischen oberer und unterer Cuticula der Elytren sind. Die Lamellen der Cuticula sind an diesen Stellen etwa wie zur Bildung eines dünnen Rohres in das Innere der Elytre hineingezogen worden. Die konzentrische Struktur wird durch die Lamellen hervor-

gerufen, die flach kegelförmig mit der Spitze nach der Hypodermiszelle zu von der oberen Grenze des Dermas her durch die Cuticula durchziehen und den Hohlraum der Elytren durchsetzen, bis sie auf

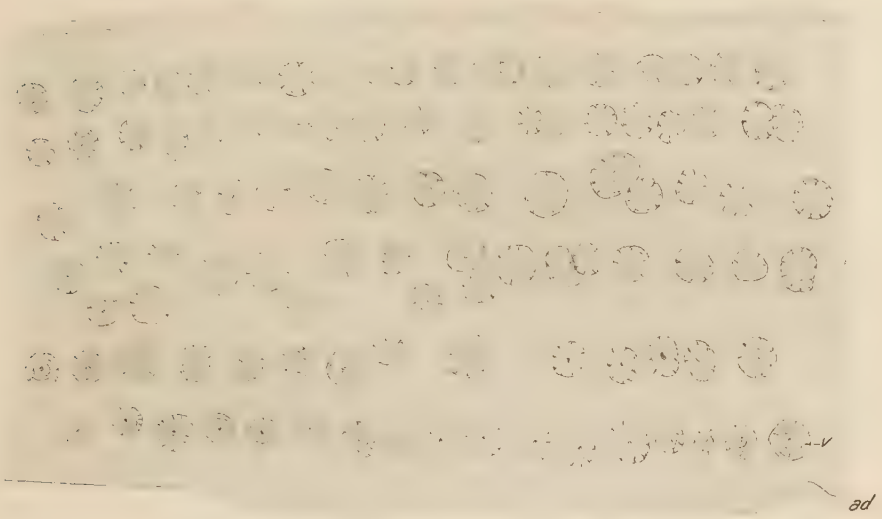


Fig. 11.

Aufsichtsbild der mittleren Partie der Elytre des Männchens. *ad*, Adern der Elytre; *v*, Chitinpfeiler. Vergr. 25.

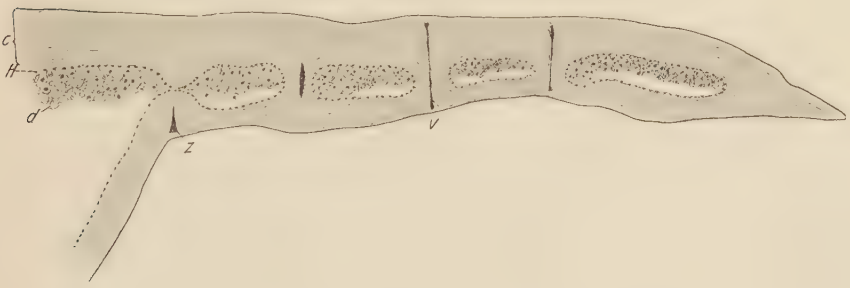


Fig. 12.

Sagittalschnitt durch den hinteren Querrand des Pronotums eines alten Käfers. *c*, Cuticula; *d*, einzellige Hautdrüsen; *H*, Hypodermis; *z*, Chitinzapfen; *v*, Verbindungen zwischen der oberen Cuticula und dem umgeschlagenen Rande des Pronotums. Vergr. 7.

die ebenfalls nach innen umgekrümmten Lamellen der unteren Cuticula auftreffen (Fig. 12).

Die einzelnen Chitinlagen dieser Kegel zeigen selbstverständlich denselben Aufbau aus Balken wie die übrige Cuticula. Ein Flächen-

schnitt durch die Elytre trifft diese Chitinzapfen in einer Ebene senkrecht zur Längsachse. Die Lamellen (Fig. 13 *hk*), besonders die in der Nähe der Achse gelegenen, werden also von dem Schnitt fast senkrecht getroffen und lassen den wechselnden Verlauf der Balken in übereinanderliegenden Schichten sehr schön erkennen. In der Achse des Kegels verläuft ein solider Chitinzapfen (*z*). Zwischen diesen Chitinzapfen laufen die Schichten des Chitins in sich selbst zurück (Fig. 11).

Hochreuther hat diese Chitinzapfen oder Pfeiler auch in dem gelben Rande des Pronotums von *Dytiscus marginalis* gefunden und ihre Verteilung in einem Übersichtsbilde eingetragen (Fig. 81, Hochreuther).

In den Elytren frisch geschlüpfter Käfer sind noch keine Verbindungen zwischen oberer und unterer Cuticula vorhanden. Deshalb

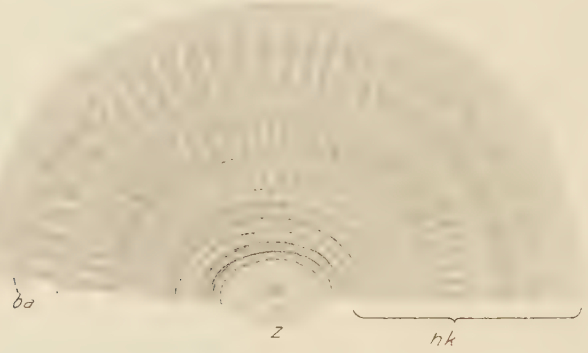


Fig. 13.

Horizontalschnitt durch einen Chitinzapfen (Verbindungsstelle der oberen und unteren Cuticula in der Elytre des Weibchens). *ba*, Balken; *hk*, Balkenschicht; *z*, Chitinzapfen. Vergr. 1050.

kann man auch an solchen Elytren im Aufsichtsbild die konzentrische Struktur nicht erkennen. Auch die Verbindungen der Cuticula des Pronotums mit seinem umgeschlagenen Rande werden erst nach der Häutung aus der Puppe angelegt, wenn das Chitin erhärtet. Dementsprechend sind die konzentrischen Ringe oder Höfe in dem gelben Rande des Pronotums nur bei alten Käfern zu sehen.

Das Aufsichtsbild einer Elytre läßt bei verschiedener Einstellung abwechselnde Strukturen erkennen. Dieselben sind nacheinander folgende (Fig. 9). Bei hoher Einstellung des Mikroskops sieht man in der braunen Emailleschicht kleine helle Höfe, in denen sehr feine Härchen (*ha*) stehen. Dazwischen zerstreut liegen kolbenförmige Sinnesorgane (*kl*), die ihrerseits von entsprechend größeren hellen Höfen umgeben sind. Bei etwas tieferer Einstellung tritt die

Wabenstruktur der Emailleschicht (*w*) hervor. Bei weiterem Senken des Tubus erscheinen dann die konzentrisch geschichteten Chitinzapfen (*v*). Gleichzeitig tritt die Zellstruktur in der Grenze zwischen Epiderma und Derma hervor. In Fig. 9 sind rechts die sehr feinen Härchen mit ihren hellen Höfen eingetragen; auf der linken Seite die wabige Struktur des Epiderma. Außerdem sind die kolbenförmigen Sinnesorgane mit ihren hellen Höfen und die Chitinpfeiler, die bei tieferer Einstellung erscheinen, in der ganzen Zeichnung angedeutet.

4. Chitinbildung und Entstehung der Strukturen.

Bei diesen Untersuchungen über den Bau der Cuticula von *Dytiscus marginalis* liegt nicht die Absicht vor, Stellung zu nehmen zu der prinzipiellen Frage, wie die feinsten morphologischen Elemente des Chitins beschaffen sind, mit andern Worten, ob das Chitin fibrillären Bau oder wabige Struktur besitzt. Es sollen vielmehr die geäußerten Meinungen nur an Hand der Autoren skizziert werden.

Nach Biedermanns Untersuchungen läßt die Substanz der Lamellen, bezüglich der Bandfasern vielfach noch eine weitere feinere Struktur erkennen, und zwar eine Zusammensetzung aus äußerst dünnen Fäserchen, so daß jede Bandfaser (Balken) eigentlich als ein Fibrillenbündel aufzufassen ist.

Demgegenüber betont Kapzov, daß »die Cuticula der Insekten, wie kompliziert sie auch sein mag, aus einem zusammenhängenden Wabenwerk mit lockerern und dichteren Partien besteht«. Ebenso widersprechende Beantwortung hat die Frage nach der Entstehung dieser Struktur und die mit ihr aufs engste verknüpfte Frage nach der Bildung des Chitins erfahren.

Folgende Ansichten stehen sich gegenüber: v. Köllicker hält das Chitin für ein Secret der Hypodermiszellen, das zunächst als eine weiche, homogene Masse ausgeschieden wird; seine komplizierten Strukturen erhält es durch ein sekundäres Zerfallen der ursprünglich weichen homogenen Masse.

Huxley, Tycho Tulberg, Leydig, Holmgren und Korschelt lassen das Chitin durch eine Umwandlung der peripheren Plasmaschicht entstehen. Biedermann »hält es für das wahrscheinlichste, daß die einzelnen Chitinschichten mit all ihren Eigentümlichkeiten entweder unmittelbar aus dem Plasma der Chitinogenzellen sich differenzieren, oder, daß dasselbe in einer zunächst homogenen Substanz geschieht, die dann aber ihrerseits notwendig als ein zunächst noch lebendiges Differenzierungsprodukt, oder, wenn man will, Absonderungs-

produkt, der Bildungszellen anzusehen wäre. »Über die Entstehung der komplizierten Balkenstruktur, die er den funktionellen Strukturen im Sinne von Roux einreiht, sagt Biedermann: »Die mechanischen Einwirkungen mögen als auslösende Reize eine Rolle spielen und für die Wachstumsrichtung der Fibrillen maßgebend sein, die Differenzierung derselben aber aus dem Plasma oder einem homogenen Plasmaprodukt bin ich geneigt, für einen vitalen Vorgang zu halten.«

Plotnikow, auch Berlese und mit ihnen Kapzov, vermitteln zwischen diesen beiden Auffassungen, indem sie die Ansicht vertreten, daß beide Bildungsweisen, also Secretion von Chitin in Form von Tröpfchen (Kapzov) und Umwandlung von Plasma in Chitin nebeneinander hergehen.

Kapzov beschreibt die Bildung des Chitins bei *Cetonia aurata* etwa folgendermaßen. »Die Cuticula zeigt auf einem Querschnitt aus der Zellzeichnung hervorgegangene Schuppen. Die Grenzen der Zellbezirke markieren sich in der Cuticula durch einen etwas dunkleren Strich, der bis zu den Grenzen der Hypodermiszellen hinabreicht. Dieser dunkle Grenzstrich erweitert sich sogar in der Tiefe ein wenig zu einem zuerst ganz unmerklichen Vorsprung der Cuticula zwischen die benachbarten Hypodermiszellen hinein.« Dieser Vorsprung wächst zu einem Knöpfchen und schließlich zu den halbkreisförmigen Balken heran, die zwischen die Hypodermiszellen hineinragen und allmählich den Raum zwischen sich so verengen, daß nur noch ein schmaler bandartiger protoplasmatischer Fortsatz der Hypodermiszelle übrig bleibt. Dieser Fortsatz chitinisiert von seinem oberen Ende aus, wie Kapzov durch Färbung mit Blochmannscher Lösung feststellte und liefert die senkrecht zwischen den Balken aufsteigenden Fibrillenbänder des Chitins. Sie entstehen durch Umwandlung des Zellplasmas in Chitin. Das Chitin der Balken hingegen ist eine Absonderung der Hypodermiszellen »die Hypodermiszellen färben sich intensiv mit Ausnahme ihrer den Verdickungen (Balken) des Chitins benachbarten Regionen, die viel heller und blasiger erscheinen«. Das abgesonderte neue Chitin »legt sich an der bestehenden Cuticula in Form von Tröpfchen an, war aber auch in der Zelle selbst wahrzunehmen.«

Über die Ausbildung der Struktur äußert sich Kapzov wie folgt: »Die einfachen Cuticulae bestehen aus feinen übereinandergeschichteten Lamellen, die immer wabig sind. Sie weisen vielfach Kreuzstreifung und fast immer eine gewisse Richtung in der Wabenanordnung auf, und diese Richtung kann in verschiedenen Lagen oder Schichten wech-

seln. Diese Strukturen verdanken ihren Ursprung wahrscheinlich den Zug- und Druckkräften, die während dem Prozeß der Erhärtung (vielleicht Gerinnung) des Chitins tätig waren. Bütschlis Untersuchungen geben zahlreiche Beispiele für die mögliche Entstehung solcher Strukturen auf diese Weise.« Für den Wechsel der Richtung der Balken sind die Hypodermiszellen verantwortlich. »Sehen wir ja, daß nach der Bildung einer Balkenschicht die Zellen sich von der Cuticula zurückziehen, um dann eine neue Schicht zu bilden, deren Verlaufsrichtung eine abweichende ist, wobei also ein anderes Seitenpaar der hexagonalen Zellgrenzen in Tätigkeit tritt.«

Obwohl also eine Reihe von eingehenden Untersuchungen der Chitinbildungen vorliegen, so muß die bedauerliche Tatsache konstatiert werden, daß von einer Übereinstimmung der Ansichten der Autoren nicht die Rede sein kann. Eine monographische Arbeit, wie die vorliegende, kann eine derartig schwierige Frage nur streifen.

Das Plasma der in Chitinbildung begriffenen Hypodermiszelle der Larve, Puppe und Imago besitzt, wie in dem Abschnitt über die Hypodermis beschrieben wurde, in dem der Cuticula anliegenden Teile der Zelle eine deutliche Streifung, die senkrecht zur Cuticula steht. Diese Streifung setzt sich durch die helle Zone fort und ist in dem darüberliegenden Chitin sehr deutlich ausgeprägt. Wie Biedermann referiert, besteht nach Tulberg das chitinogene Epithel bei einem eben gehäuteten Hummer aus langen cylindrischen Elementen, deren äußere Enden in ähnlicher Weise gestreift erscheinen, wie das darüberliegende Chitin. Jede Zelle teilt sich an ihrem oberen Ende in eine Anzahl von Fasern, und Tulberg nimmt an, daß »die (senkrecht durchbohrenden) Fasern des Chitins von diesen in den Zellen gebildeten ihren Ursprung nehmen.«

Auch Holmgren hat beobachtet, »daß die Filarsubstanz des Zellkörpers distalwärts chitinisiert und Chitinsäulen bildet, die die kräftige Chitinschicht konstituieren.«

Diese Autoren lassen also, wie schon oben erwähnt wurde, das Chitin durch Umwandlung der peripheren Schicht des Zellplasmas entstehen. Biedermann bemerkt hierzu, daß bei dieser Auffassung »nur die verticale Gliederung der Chitinschicht in Betracht gezogen wird«, und betont, »daß die bei den Käfern so außerordentlich entwickelte horizontale Gliederung der fraglichen Herleitung der betreffenden Strukturen aus einer Metamorphose des Protoplasmas der Bildungszellen sofort viel größere Schwierigkeiten bereitet«.

Aus diesen von Biedermann angeführten Gründen erscheint

auch mir die Entstehung des Chitins lediglich durch Umwandlung der peripheren Schicht des Zellplasmas recht unwahrscheinlich. Alsdann fehlt aber für die auffällige Struktur der Hypodermiszellen, die deutliche Streifung des Plasmas in dem der Cuticula anliegenden Teile der Zelle, eine Erklärung, was um so bedauerlicher ist, als dieses Verhalten der Zellen, wie schon oben erwähnt wurde, von mehreren Autoren bei verschiedenen Arthropoden beschrieben wurde.

Höchst wahrscheinlich erfolgt die Bildung des Chitins teils durch Absonderung von seiten des Plasmas, also durch Secretion, teils durch Umwandlung von Plasma in Chitin; und zwar können beide Vorgänge nebeneinander hergehen.

Fig. 2 zeigt bei starker Vergrößerung die in Bildung begriffene Cuticula der ventralen Körperdecke eines Abdominalsegmentes des Käfers, der sich noch innerhalb der alten Puppenhülle befindet. Die unterste Schicht der Cuticula besitzt flache Vorwölbungen, die große Ähnlichkeit haben mit den Balkenanlagen, wie sie Kapzov in seiner Fig. 41 von *Cetonia aurata* darstellt. Das Plasma der Hypodermiszellen dringt zwischen diese Vorwölbungen des Chitins, die Balkenanlagen. Zwischen dem Plasma und dem darüberliegenden gelb gefärbten Chitin ist in Fig. 2 ein schmaler heller Streifen zu sehen, der meiner Auffassung nach zur Cuticula gehört, sich aber durch seine hellere Farbe von dem älteren Chitin unterscheidet. Dieser Streifen besteht wahrscheinlich aus jungem Chitin, das wie ein Secret an dem oberen Rande der Zellen abgesondert wird. Es ist zunächst eine helle farblose Masse, die beim allmählichen Erhärten den dunklen Farbton des alten Chitins annimmt. Kapzov hat diesen hellen Streifen, den er für vacuolisiertes, schwach gefärbtes Plasma hält, an den in Bildung begriffenen Balken der Cuticula von *Cetonia aurata* auch beobachtet und in Fig. 40 dargestellt.

Wenn die Balkenanlagen (Fig. 2) heranwachsen, so verdrängen sie das Plasma zwischen sich bis auf feine Streifen oder Bänder, die von der Zelle ausgehen und sich ein Stück weit zwischen den untersten Balkenlagen verfolgen lassen. Dieses Verhalten des Plasmas ist an Fig. 15 zu erkennen. Am oberen Ende verlieren diese Plasmastreifen ihre Färbbarkeit und chitinisieren. Diese Plasmastreifen gehen also durch Umwandlung in Chitin über.

Was nun die Frage nach dem Zustandekommen der Strukturen des Chitins anbelangt, so neige ich sehr der von Kapzov vertretenen Ansicht zu. Ich meine, daß diese Strukturen nicht, wie Köllicker annahm, durch »Zerfall einer zunächst weichen, homogenen Masse«

entstehen, sondern daß an ihrem Zustandekommen die Hypodermiszellen beteiligt sind. Die Lamellen der Cuticula entstehen sicher nicht durch »Zerfall einer zunächst weichen homogenen Masse«; denn sie werden nacheinander von der Hypodermis gebildet. Die Cuticula eines jungen Käfers besitzt nur wenige Lamellen, die eines alten Exemplars eine bedeutend größere Anzahl. Jede Lamelle ist das Produkt einer Arbeits- oder Secretionsperiode der Zelle.

Aber auch die Balken können nicht durch »Zerfall einer zunächst homogenen« Chitinlamelle entstehen, sondern bei ihrer Entstehung wirkt die Hypodermis zweifellos direkt mit. Die Anlage einer Lamelle geht, wie Kapzov gezeigt hat, so vor sich, daß zunächst dünne Balkenanlagen (Fig. 2) entstehen. Diese wachsen zum normalen Umfang heran, indem die Hypodermis Chitin absondert und den Balken auflagert. Die wachsenden Chitinstäbe verdrängen zwischen sich das Plasma bis auf geringe Reste (Fig. 15). Bei weiterem Wachstum berühren sich die benachbarten Balken, so daß schließlich eine gleichmäßige Lamelle entsteht.

Nach Kapzov erfolgt die erste Anlage der Balken an der Stelle, wo die Zellgrenzen auf die Cuticula aufsitzen (siehe S. 36). Es würden also die Ansatzstellen der Zellgrenzen an der Cuticula als Kristallisationspunkte für das in »Form von Tröpfchen« abgeschiedene Chitin wirken. In der Tat treffen die Zellgrenzen in Fig. 15 zum größten Teil die Cuticula am Scheitel der Hervorwölbungen der Balkenanlagen. Es wäre jedoch auch denkbar, daß eine Hypodermiszelle mehrere Balken bildet. Fig. 15 macht ganz den Eindruck, als ob an dem oberen Ende einer Hypodermiszelle mehrere Balkenanlagen vorhanden seien. Leider ist aber das Bild nicht beweisend, da die Zellgrenzen in dem Schnitt nicht klar hervortreten. Übrigens hat auch Kapzov in seiner Fig. 41 bei einigen Hypodermiszellen (zweite und dritte Zelle von links) mehrere halbkreisförmige Vorwölbungen der Cuticula eingezeichnet. Beim Heranwachsen könnten diese kleinen Vorwölbungen vielleicht doch noch zu einem Balken verschmelzen.

Diese letzten Ausführungen wollen nicht als ein Versuch der Lösung jener schwierigen Fragen betrachtet sein, sondern sie geben nur die Ansicht wieder, die sich Verfasser auf Grund der Lektüre der oben erwähnten Arbeiten und dem Studium seiner Präparate über diese Probleme bildete. Ich kann meine Auffassung dahin präzisieren daß ich den Ausführungen Kapzovs im wesentlichen zustimme.

III. Die Insertion der Muskeln.

Die Insertion der Muskeln an der Körperwand derArthropoden ist von einer großen Zahl von Forschern in fast allen Gruppen dieses Tierstammes untersucht worden. Die sehr eingehenden Literaturübersichten der Arbeiten von Snethlage (1895) und Wege (1910) erübrigen eine nochmalige Darstellung der verschiedenen Ansichten der älteren Autoren. Erwähnt sei nur, daß Stamm (1904) versucht hat, den Modus der »indirekten Insertion« mit Hilfe einer »epithelialen Sehne« als den für alle Arthropoden geltenden zu erweisen. Nun haben aber Holmgren und Snethlage direkte Insertion von Muskeln festgestellt. Stamm (1909) glaubte diese abweichenden Resultate umdeuten und auch diese Fälle als indirekte Insertion ansprechen zu können. Dem entgegen hat aber Holmgren (1911) nochmals betont, daß er in einigen Fällen direkte Insertion beobachtet habe, daß ihm aber anderseits der von Stamm beschriebene Modus als bei vielen Arthropoden vorkommend sehr wohl bekannt sei.

Außer den bei Wege besprochenen Arbeiten ist noch eine Mitteilung von Riley (1908) vorhanden, der seine Untersuchungen an *Chortophaga viridifasciata* und *Anax* vornahm und indirekte Insertion feststellte.

In letzter Zeit ist dann eine Arbeit von Törne (1911) erschienen (russisch mit deutschem Referat), die drei verschiedene Arten der Insertion bei Arthropoden beschreibt. Leider war mir dieseArbeit nicht zugänglich, so daß ich auf das Referat im Neapler Jahresbericht angewiesen bin. Darnach unterscheidet Törne folgende drei Typen der Muskelinsertion: Beim ersten Typ: Kaumuskeln von *Dytiscus marginalis*, setzen sich die Muskeln direkt an die Innenenden der Epidermiszellen; beim zweiten Typ (Raupe von *Hyponomeuta*) direkt an das Chitin und beim dritten (Flügelmuskeln von *Cordulia*, *Porthesia*, *Panorpa*, *Tabanus*, *Anthophora*, *Homalomya*) tritt jede Fibrille an der Basis des stark metamorphisierten Epithels mit einem Bündel intraepithelialer Fibrillen in Verbindung, das auf seinem äußeren Ende an der Cuticula befestigt ist.«

Untersuchungen dieser Verhältnisse bei Coleopteren liegen vor von Leydig, Snethlage, Henneguy und Törne.

Leydig bemerkte bei *Hydrophilus piceus*, »daß die Substanz der Scheiben« (des Muskels) »fein zerschlissen ausgeht und die auf solche Weise entstandenen Fransen gingen über in das nach unten sich ebenfalls ausfasernde Schwammwerk des Protoplasmas der Matrix-

oder Hypodermiszellen des Integuments«. Henneguy untersuchte Larve und Nymphe von *Anthonomus pomorum* und die Imago von *Clytra leviuscula* und stellte bei ihnen indirekte Insertion fest. Snethlage beschreibt die Insertion der Muskeln der Larve von *Dytiscus marginalis* wie folgt.

»Der Muskel ist nicht an der Hypodermis, sondern unmittelbar am Chitin des Außenskelettes befestigt. Seitlich geht die ihn umgebende, mehr oder weniger deutliche Plasmahülle ohne jede Grenze in das Plasma der Hypodermis über. Die Basalmembran der letzteren biegt um und bildet das Sarcolemm des Muskels. Die unmittelbar unterhalb des Chitins liegenden Muskelzellen (deren Kerne an Gestalt den Muskelkernen gleichen, sich aber wie Hypodermiszellkerne färben), haben sowohl Muskelfibrillen als auch Chitin gebildet. Man könnte sie auffassen als Epithelmuskelzellen, da sie die Funktion beider Gewebe ausführen. An der Muskelansatzstelle ist eine Basalmembran nicht vorhanden.« Diesen Ausführungen ist schon von Stamm widersprochen worden.

Schließlich hat Törne, wie oben schon erwähnt wurde, die Insertion der Kaumuskeln der Imago von *Dytiscus marginalis* untersucht und zwar setzen sich nach ihm »die Muskeln direkt an die Innenenden der Epidermiszellen«.

Da meine Auffassung mit den von Snethlage vertretenen Anschauungen nicht übereinstimmt, so sollen im folgenden diese Verhältnisse bei der Larve und beim Käfer nochmals beschrieben werden.

Fig. 14 gibt die Insertion eines Muskels an den Pleuren eines Thoraxsegmentes einer Larve (erstes Stadium) wieder, und Fig. 15 zeigt die Ansatzstelle eines Muskels am Mesonotum der Imago. In beiden Fällen sind die Muskeln genau längsgetroffen, so daß die Muskelfibrillen in der Schnittebene verlaufen.

Der Muskel (*mu*) besteht aus einer Anzahl von Fibrillenbündeln (*f*), die in das Sarcoplasma (*mup*) eingebettet sind. Die einzelne Fibrille (*f*) ist aus aufeinanderfolgenden Elementen zusammengesetzt. Jedes derartige Teilstück der Fibrille besteht aus zwei Scheiben anisotroper Substanz (*Q*), die durch eine Scheibe isotroper Substanz (*M*) getrennt werden. An den Enden jedes Elementes liegen noch zwei Scheiben isotroper Substanz (*J*). Die einzelnen Teilstücke einer Fibrille werden durch die Reihe der *Z*-Körnchen gegeneinander abgegrenzt. Das Sarcoplasma zeigt netzförmige Struktur; vermöge ihrer starken Färbbarkeit treten die Muskelfibrillen gegen das sie umgebende Sarcoplasma stark hervor. Die ovalen bläschenförmigen Kerne des Muskels

Fig. 14.

Längsschnitt durch Muskelansatz bei der Larve (Pleuren des Mesothorax). *b*, Basalmembran; c_1, alte Cuticula; c_2, junge Cuticula; *f*, Muskelfibrillen; *H*, Hypodermis; *hzk*, Hypodermiszellkern; *M* und *Y*, isotrope Scheiben des Muskels; *mu*, Muskel; *muk*, Muskelkern; *mup*, Muskelplasma; *Q*, anisotrope Scheibe des Muskels; *sl*, Sarcolem; *t*, Tonofibrillen. Vergr. 900.

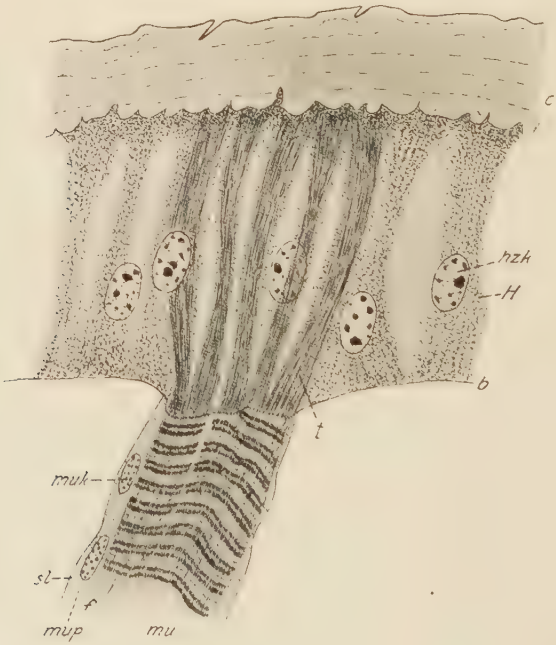


Fig. 15.

Längsschnitt durch Muskelansatz beim Käfer (Mesonotum). Bezeichnung wie 14. Vergr. 1050.

liegen in dem Sarcoplasma zwischen den Fibrillenbündeln zerstreut. Nach außen ist der Muskel von einem Sarcolemm (*sl*) umgeben. An der Insertionsstelle endigt der Muskel vor der Hypodermis (*H*), und zwar treffen seine Fibrillen die Basalmembran (*b*) auf der Höhe der Zwischenscheibe, der Z-Körnchen.

Die Hypodermis (*H*) ändert an der Insertionsstelle ihre Höhe nur unbedeutend gegen die benachbarten Partien. Die feinen Fibrillen, die allenthalben in dem Plasma der Hypodermiszellen zu erkennen sind, besonders klar in Fig. 15 *t*, treten an der Insertionsstelle sehr zahlreich auf und ordnen sich zu Bündeln an, die in der Verlängerung der Muskelbündel liegen. Nach der Cuticula hin verbreitern sich diese Fibrillenbündel, wie Snethlage richtig bemerkte.

Die Basalmembran (*b*) zieht zwischen Muskel und Hypodermis durch; zwischen einem Fibrillenbündel des Muskels und dem entsprechenden Fibrillenbündel der Hypodermis ist sie als eine stark punktierte Linie deutlich zu verfolgen. Diese Punkte der Basalmembran sind die Vereinigungsstellen der Myofibrillen des Muskels und der Tonofibrillen der Hypodermis. Die Myofibrillen setzen mit den Z-Körnchen der Zwischenscheibe, die Tonofibrillen ebenfalls mit einer punktförmigen Verdickung an der Basalmembran an. An der Cuticula (*c*) ist die Tonofibrille mit einer etwas stärkeren punktförmigen Verdickung befestigt. Das Sarcolemm (*sl*) verschmilzt an der Ansatzstelle des Muskels mit der Basalmembran (*b*). Das Plasma der Hypodermis unterscheidet sich besonders bei der Larve durch seine feinere Beschaffenheit von dem dichteren Muskelplasma (Fig. 14). Die Kerne der Hypodermiszellen (*hk*) sind ganz bedeutend größer als die Muskelkerne (*muk*).

Dieser Insertionsmodus wurde zuerst von Marziarski bei Crustaceen eingehend untersucht. Stamm nannte das Stück der Hypodermis, das durch die Ausbildung der zahlreichen Tonofibrillen etwas modifiziert ist, die »epitheliale Sehne«. Die Zellen der epithelialen Sehne bleiben aber immer noch Hypodermiszellen; vor allem behalten sie die hauptsächlichste Eigenschaft der Matrixzellen, nämlich die Fähigkeit der Chitinausscheidung. Fig. 14 ist nach einer Larve gezeichnet, die kurz vor der Häutung steht. Die alte Cuticula (c_1) ist schon abgehoben. Die junge Cuticula (c_2) zeigt an der Stelle, wo sie von der epithelialen Sehne abgeschieden worden ist, dieselbe Stärke wie in den benachbarten Partien, die von unveränderten Hypodermiszellen gebildet worden sind.

Die Insertion der Muskeln an dem Chitin ist also bei *Dytiscus*

marginalis keine »direkte« wie Snethlage behauptet, sondern, wie auch Törne fand, eine »indirekte«; sie erfolgt mit Hilfe einer »epithelialen Sehne«.

B. Die Drüsen.

Die Hautdrüsen der Insekten sind modifizierte Zellen der Hypodermis. Eine Beschreibung der Körperdecke eines Coleopter muß also auch auf diese umgewandelten Hypodermiselemente eingehen. Die einzelligen Hautdrüsen der Insekten haben seit langem das Interesse der Forscher erregt. Leydig, Hoffbauer, Wasmann, Dierckx und andre haben diese Gebilde zum Gegenstand eingehender Studien gemacht. Die Hautdrüsen der Insekten erweisen sich für die allgemeine Auffassung der Drüsen auch insofern bedeutungsvoll, als durch das Zusammentreten einer größeren Zahl von einzelligen Drüsen zu einem Paket die Bildung kompliziert gebauter Drüsen angebahnt wird. Aus verschiedenen Ordnungen der Insekten liegen Beschreibungen derartiger höher organisierter zusammengesetzter (Komplex-)Drüsen vor. Auch das Vorkommen verschiedener Drüsenformen bei einem Individuum ist schon häufig beobachtet worden. Das Studium der Drüsen von *Dytiscus* erwies sich nun gerade deshalb als besonders lohnend, weil hier alle Übergangsformen von der einzelligen Hautdrüse bis zur hochorganisierten Komplexdrüse vorkommen, so daß man also die hauptsächlichen Phasen des Zustandekommens der Komplexdrüsen hier nebeneinander an einem Objekt studieren kann. Nach Struktur, histologischer Beschaffenheit und Funktion der Hautdrüsen von *Dytiscus* lassen sich bestimmte Gruppen dieser Drüsen unterscheiden.

I. Die einzelligen Hautdrüsen.

Zu den charakteristischen Eigenschaften der Hypodermiszellen gehört diejenige, Chitin abscheiden zu können. Außerdem können manche Hypodermiszellen die Bildung verschiedenartiger Secrete übernehmen. Hand in Hand mit dieser physiologischen Neuerwerbung gehen morphologische Umwandlungen der Zelle. Man kann mit Berlese annehmen, daß es im wesentlichen folgende Vorgänge sind, die aus der Hypodermiszelle eine Drüsenzelle hervorgehen lassen. Die prismatische Hypodermiszelle wächst zu einer birnenförmigen bis kugeligen Zelle von bedeutender Größe heran, so daß sie zuweilen aus der Hypodermis herausgedrängt wird und in die Leibeshöhle hineinragt. Kern und Plasma erfahren in ihrem feineren Bau Umwand-

lungen, welche die Zelle an ihre neue Funktion anpassen. Die Drüse beteiligt sich nicht mehr an der Bildung der Chitindecke des Körpers, sondern sie erzeugt einen feinen Chitinkanal, der von der Körperoberfläche aus in das Innere der Zelle herabzieht.

Die Bildung der einzelligen Hautdrüsen erfolgt bei *Dytiscus* in der Puppe. Sie beginnt jedoch schon in dem dritten Larvenstadium, nachdem die Larve das Wasser verlassen hat und sich zur Häutung anschickt. Leider war es mir nicht möglich, die Entwicklung der Hautdrüsen aus den Hypodermiselementen heraus zu verfolgen. Diese Untersuchungen müssen an Larven ausgeführt werden, die nahe vor der Verpuppung stehen. Nun besitzt aber der Chitinpanzer der Larven zu dieser Zeit gerade seine stärkste Entwicklung; infolgedessen ist es außerordentlich schwierig, dünne Schnitte durch alte Larven anzufertigen. Schnitte, die dünner als 15—20 μ waren, konnte ich nicht erhalten. Deshalb waren meine Schnittserien für die Untersuchung der Drüsenentwicklung nicht brauchbar. Es ist um so bedauerlicher, daß dieser Versuch an den technischen Schwierigkeiten scheiterte, da meines Wissens noch keine eingehenden Angaben über die Entstehung der für diese Art von Drüsenzellen so charakteristischen Binnenblase vorliegen.

Die Entwicklung andrer Drüsenformen aus Hypodermiszellen ist schon beobachtet. So hat z. B. Verson diesen Vorgang bei den Häutungsdrüsen von *Bombyx mori* an Embryonen verfolgt. Derselbe zeigt etwa folgenden Verlauf. Eine Hypodermiszelle wächst bedeutend heran, sie baucht sich mit ihrem abgerundeten Plasmaleib gegen die Körperhöhle vor und senkt sich allmählich tiefer in dieselbe, so daß sie nur noch »mit einem langen konischen Hals bis zur Dermalcuticula vordringt«. »Der konische Fortsatz, der mit dem Hypoderm zusammenhängt, hat sich länger gestreckt und ist allmählich hohl geworden, wie es aus geeigneten Schnitten hervorgeht, welche ein rundliches Lumen an Ort und Stelle erkennen lassen.« Dieser kurze röhrenförmige Kanal erhält eine chitinöse Auskleidung.

Gestützt auf die übereinstimmende Auffassung der Autoren glaube ich auch bei *Dytiscus* eine Bildung der einzelligen Hautdrüsen aus Hypodermiszellen annehmen zu können, obwohl ich den Nachweis für die Behauptung wegen der Ungunst des Objektes nicht zu erbringen vermag.

Über die Anordnung der Secretherde in der Hypodermis mag kurz bemerkt werden, daß die secretorischen Elemente bei Puppe und eben ausgeschlüpftem Käfer zunächst in der Hypodermis liegen.

Wenn jedoch die Matrix nach Fertigstellung des Chitinpanzers ihre Aufgabe erfüllt hat und zu einem flachen Epithel reduziert wird, so kommen die Drüsen anscheinend unter die Hypodermis zu liegen. Sie werden dann jedoch immer noch von der Basalmembran umhüllt, die man in diesem Falle mit Berlese vielleicht besser als Membrana propria bezeichnet. Über die Zugehörigkeit der Drüsen zur Hypodermis kann also auch beim alten Käfer kein Zweifel bestehen, obwohl sie da scheinbar frei unter der Hypodermis in der Leibeshöhle liegen. Wenn man die Fig. 12 und 16 vergleicht, so erkennt man diesen sehr auffälligen Unterschied in der Anordnung der Drüsen bei einem jungen und einem alten Käfer. Die beiden Schnitte sind durch dieselbe Region des Prothorax geführt; die Figuren geben die längsgetroffene hintere

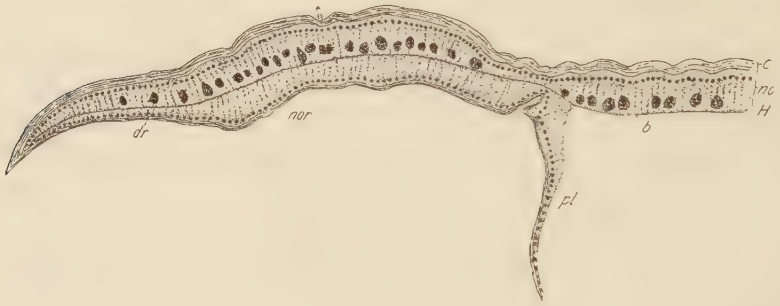


Fig. 16.

Sagittaler Längsschnitt durch die hintere Querkante des Pronotums eines jungen Käfers. *b*, Basa membran; *c*, Cuticula; *dr*, Drüsenhäufchen; *H*, Hypodermis; *no*, Notum; *nor*, Notumrand; *pl*. Pleuren. Vergr. 6.

Querkante des Pronotums wieder. Man sieht, daß mit zunehmendem Alter die Drüsen an Größe bedeutend wachsen, während das hohe Epithel des jungen Käfers allmählich eine starke Reduktion erfährt.

Im vorhergehenden war ausdrücklich gesagt worden, daß die Bildung der einzelligen Hautdrüsen vom Leydigschen Typ erst in der Puppe erfolgt.

Ob die Larven primitivere Hautdrüsen als die von Leydig beschriebenen Formen besitzen, kann ich nicht mit Sicherheit behaupten, weil ich in der Hypodermis der Larve nie Elemente gefunden habe, deren Drüsennatur aus dem Bau der Zelle klar zu erkennen war.

Nur bei den Haarzellen der Larven könnte man im Zweifel sein, ob sie neben der Bildung des Chitinhaares auch drüsige Funktion übernommen haben. Es ist ja bekannt, daß bei Raupen vieler Schmetterlinge die Haare in Beziehung zu Drüsenzellen stehen, die ein ätzendes

Secret aus den Haaren austreten lassen, wenn die Raupe berührt wird. Ob die Haare der Larven von *Dytiscus* in ähnlicher Weise Beziehung zu einfach gebauten fettabsondernden Drüsenzellen besitzen, kann ich nicht sagen; immerhin möchte ich aber die Möglichkeit andeuten.

a. Vorkommen der Hautdrüsen.

Die Verteilung der Drüsen im Körper von *Dytiscus marginalis* wurde hauptsächlich an einer lückenlosen Querschnittserie eines jungen Käfers untersucht, der sofort nach dem Verlassen der Puppenhülle konserviert worden war. Zum Vergleich wurden jedoch auch Schnitte durch den alten Käfer herangezogen. Diese Beobachtungen wurden ergänzt durch das Studium dieser Verhältnisse an aufpräparierten Käfern bei starker Lupenvergrößerung.

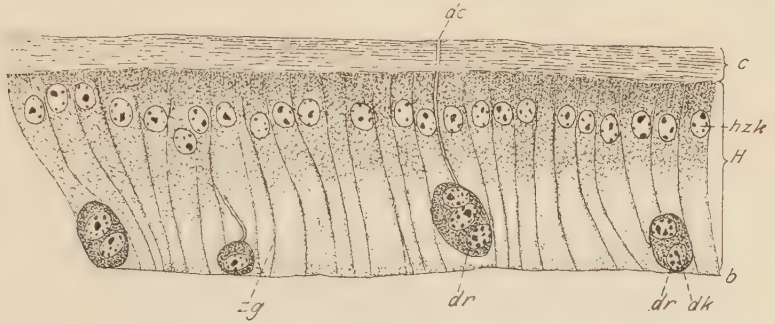


Fig. 17.

Querschnitt durch die Bauchschiene eines mittleren Abdominalsegmentes des Käfers. *b*, Basalmembran; *c*, Cuticula; *dc*, Drüsenkanal; *dk*, Drüsenzellkern; *dr*, Drüsenhäufchen; *H*, Hypodermis; *hzk*, Hypodermiszellkern; *zg*, Zellgrenzen; *vs*, Binnenblase. Vergr. 425.

Von den in der Literatur vorhandenen Arbeiten über die Hautdrüsen der Coleopteren ist vor allen andern die Arbeit von Leydig zu nennen: Zur Anatomie der Insekten. Über das Vorkommen der Hautdrüsen bei *Dytiscus marginalis* schreibt Leydig da ganz allgemein, daß »an manchen Körperstellen die Drüsenzellen durchaus selbständig waren und sich durch eine Membran abgrenzten«. Weiterhin heißt es: »Der Drüsenkörper, d. h. die Drüsenzellen ermangeln nicht selten einer scharf begrenzten Kontur nach außen, so daß die Zellen zu einer granulären Masse zusammenschmelzen, aus der die Kerne und besonders lebhaft die Anfänge der ausführenden Chitinfäden hervorstechen.« Die Fig. 17, ein Querschnitt durch die ventrale Decke eines mittleren Abdominalsegmentes läßt dieses Verhalten der Drüsenzellen erkennen. Sie liegen einzeln oder in Gruppen von zwei oder drei Zellen zusammen

unregelmäßig zwischen den Hypodermiszellen zerstreut; und zwar sind die Drüsen der Basalmembran der Hypodermis genähert. Die aus zwei oder mehreren Zellen bestehenden kleinen Drüsengruppen bilden Paketchen von kugeliger bis eiförmiger Gestalt (Fig. 17 *dp*). Die Zellgrenzen der Drüsen sind an all den Stellen kräftig entwickelt, wo sich die secretorische Zelle gegen die umgebenden Hypodermiszellen abgrenzt. Zwischen den eng aneinander gefügten Elementen einer kleinen Drüsengruppe ist hingegen die Abgrenzung nicht überall deutlich zu erkennen. Jedoch glaube ich nicht, daß die Zellgrenzen zwischen diesen Drüsen fehlen, wie Leydig angibt, so daß also eine solche Gruppe ein Syncytium vorstellte. Dagegen spricht das Verhalten der Komplexdrüsen, bei denen die einzelnen Zellen scharf voneinander geschieden sind, obwohl ein viel innigerer Zusammenschluß der ein-

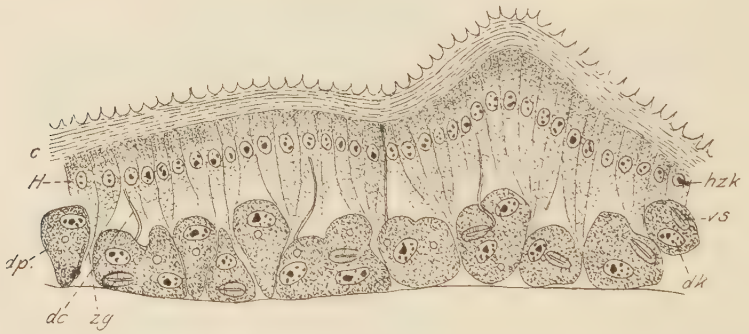


Fig. 18.

Querschnitt durch die Rückendecke eines hinteren Abdominalsegments des Käfers. Bezeichnung wie Fig. 17. Vergr. 360.

zelnen Elemente zu einem Drüsenkomplex besteht, als bei diesen kleinen, in der Hypodermis gelegenen Zellgruppen. Überdies lassen sich auch an derartigen Paketchen zuweilen die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen, wenn auch mit einiger Mühe, erkennen. In den Zeichnungen, Fig. 17 und 18 wurden diese Grenzlinien nicht angedeutet, um den Eindruck, den man beim Beobachten dieser Gruppen mit schwacher Vergrößerung hat, richtig wiederzugeben.

Wenn die Drüsen zahlreicher auftreten, so können sie die unteren Enden der Hypodermiszellen fast vollständig zwischen sich verdrängen. Die einzelnen oder in Gruppen vereinigten Drüsenzellen können sich zu einer einschichtigen Zellage zusammenschließen, die dann die Basalmembran von den Enden der Hypodermiszellen abdrängt. Schnitte, durch die Tergiten der Abdominalsegmente, wo die Drüsen eine derartige

Anordnung besitzen, machen fast den Eindruck, als wäre die Hypodermis zweischichtig (Fig. 18). Gelegentlich können die einzelligen Hautdrüsen in so großer Zahl vorhanden sein, daß sie unter der Hypodermis ein mehrschichtiges Zellager bilden, das an Mächtigkeit die Matrix weit übertrifft (Fig. 12). Dieses Vordringen der Drüsenkomplexe aus der Hypodermis in die Leibeshöhle war schon oben erwähnt worden.

Was nun die Verteilung der Drüsen über die einzelnen Regionen des Körpers anlangt, so konnte sich Leydig »bei *Dytiscus marginalis* überzeugen, daß die Drüsen über die ganze Haut weg vorkommen; ich lernte sie kennen an den Palpen, dem Kopf und Thorax, den Füßen, von den Flügeldecken, selbst an der von den Flügeln bedeckten Rückenpartie fehlten sie nicht, obschon sie hier eine geringere Ausbildung zeigen.« An diese Beobachtungen Leydigs seien noch einige Bemerkungen über denselben Gegenstand angefügt. Besondere Erwähnung verdient der Umstand, daß derartige Drüsen nur in Puppe und Imago vorhanden sind; da ihre Verteilung bei Puppe und Käfer im ganzen übereinstimmt, so sollen diese Verhältnisse nur am Käfer beschrieben werden.

Ganz allgemein betrachtet besteht ein merkwürdiger Unterschied in bezug auf die Verteilung der secretorischen Elemente zwischen der dorsalen und ventralen Körperseite. Während die Rückenseite des Käfers in fast allen Körperregionen sehr reichlich mit einzelligen Hautdrüsen ausgestattet ist, sind dieselben an der Bauchseite viel schwächer entwickelt. Am Kopf befinden sich in der Hypodermis unter Clypeus und Vertex ebenso im Labrum derartig viel Drüsenzellen, daß sie sich ähnlich wie in Fig. 18 zu einer einschichtigen Zellage zusammenschließen, oder aber, daß sie in mehreren Lagen übereinanderliegen. Gleiches Verhalten kann man im Prothorax beobachten, wo unter dem Pronotum, besonders unter der vorderen und hinteren Kante, die Secretherde zu dicken Polstern zusammengedrängt sind. Törne »zählte an verschiedenen Stellen 3000—4000 auf einen Quadratmillimeter«. In den Elytren sind die Zwischenräume zwischen oberer und unterer Cuticula fast durch Anhäufung einzelliger Hautdrüsen ausgefüllt. Infolgedessen wird die dorsale Seite des Käfers reichlich mit Secret versorgt. Dieses glättet die kleinen Unebenheiten der Oberfläche des Chitinpanzers und ermöglicht ein reibungsloses Vorbeigleiten des Wassers an dem Chitin. Gerade an der dorsalen Seite ist diese kräftige Einfettung der Körperoberfläche nötig, weil der Käfer beim Schwimmen den Kopf etwas abwärts geneigt hält, so daß er das Wasser mit Clypeus und Vertex zerteilt. An der breiten Stirnfläche, aber auch an der

Oberfläche von Pronotum und Elytren würde starke Reibung auftreten, die auf die Bewegung des Käfers hemmend einwirken würde.

Die ventralen Partien der Kopfkapsel, Genae und Gula, kommen infolge der schräg abwärts geneigten Haltung des Kopfes bei der Zerteilung des Wassers kaum in Betracht. Deshalb sind die Hautdrüsen hier nur schwach entwickelt. Aber auch die ventrale Seite des Thorax ist nur spärlich mit Drüsen ausgestattet, weil sie vermöge ihrer kahnartigen Form zur Zerteilung des Wassers sehr geeignet ist und deshalb nicht der Einfettung ihrer Oberfläche in dem gleichen Maße wie die dorsale Körperseite bedarf.

Das von den Elytren überdeckte Mesonotum sowie das Metanotum lassen die secretorischen Elemente fast gänzlich vermissen. Hingegen ist die Hypodermis der Rückendecke der Abdominalsegmente mit einzelligen Hautdrüsen ausgestattet. Zweifellos hat hier das Secret in erster Linie den Zweck, die dünne Chitinhaut geschmeidig und biegsam zu erhalten.

Die Bauchschienen des Abdomens, besonders die der letzten Segmente, lassen einen reichlichen Drüsenbesatz erkennen; es ist also auch die breite nur schwach gewölbte Unterseite des Abdomens ebenfalls gut eingefettet, so daß auch an der Bauchseite kaum merkliche Reibung bei der Fortbewegung des Käfers im Wasser auftreten wird. Weiterhin ermöglicht dieses Secret vor allen Dingen auch die reibungslose Bewegung der teleskopartig ineinander geschobenen Bauchschienen des Abdomens gegeneinander; ohne diese Einfettung würden die Bauchschienen sicher nicht so leicht gegeneinander verschoben werden können.

Nach Törne soll das Secret der im Prothorax gelegenen Schreckdrüsen, sowie das der Analdrüsen gemeinsam mit den Absonderungen der einzelligen Hautdrüsen eine Art Firnis abgeben, der die Cuticula unbenetzbar macht. Er schlägt für sie den Namen Firnisdrüsen vor. Abgesehen von der irrigen Auffassung der Funktion der prothoracalen Komplexdrüsen stimme ich der Meinung Törnes bei. Wesenberg-Lund vergleicht das Secret der Hautdrüsen dem Öl, mit dem sich der Wettschwimmer einfettet.

Fehlte jener unbenetzbare Firnisüberzug des Chitins, so würde an der Oberfläche des Käfers immer ein dünner Wasserüberzug infolge der Adhäsion fest anhaften. Beim Schwimmen müßte der Käfer die bedeutenden Cohäsionskräfte zwischen dem umgebenden Wasser und dem ihn durch Adhäsion anhaftenden Wassermantel überwinden. Gerade an der breiten Dorsalseite der Käfers würde diese Hemmung

wegen der großen wirkenden Oberfläche ganz beträchtlich sein. Da aber der fettige Überzug das Chitin unbenetzbar macht, so haftet dem Käfer kein Wassermantel an und deshalb können auch keine die Bewegungen des Käfers hemmende Molekularkräfte an seiner Oberfläche angreifen, oder wie oben gesagt wurde, es wird ein reibungsloses Vorbeigleiten des Wassers an dem Chitin erreicht.

Die Verteilung der Hautdrüsen in den Kauwerkzeugen legt die Vermutung nahe, daß ihr Secret bestimmt ist, wie ein Schmieröl das Aneinandervorbeigleiten der Kauwerkzeuge zu erleichtern, weil sie an jenen Stellen reichlicher entwickelt sind, an denen beim Kauen Reibung verursacht wird. Die secretorischen Elemente sind in dem Labrum, nahe seiner oralen Kante, in mehreren Lagen übereinander gehäuft; in den Mandibeln sind sie besonders unter der stark gewölbten dorsalen Chitindecke zu kleinen Häufchen vereinigt. Reichliche Ausbildung haben sie auch an der Basis der ersten Maxille und in der Nähe der gelenkigen Verbindung zwischen erster und zweiter Maxille erfahren. Im oralen Ende des Labiums fällt an seiner dorsalen Seite ein größerer Secretherd auf, dessen Zellen einen Strang bilden, der in der Medianlinie des Labiums liegt und sich ein beträchtliches Stück weit basalwärts verfolgen läßt. In den Antennen und Palpen liegen die Drüsen einzeln oder in kleinen Gruppen regellos in der Hypodermis verstreut.

Begreiflicherweise werden auch die Gelenke zwischen Rumpf und Extremitäten reichlich mit Secret eingeölt, was sehr wichtig ist, da sonst beim Bewegen der Extremitäten starke Reibung in den Gelenken auftreten würde. So münden z. B. zahlreiche in den Coxen gelegene Hautdrüsen in die Coxalgruben des Mesothorax. Auch in den übrigen Teilen der Beine, im Trochanter, Femur, Tibia und Tarsus sind sehr viele Hautdrüsen vorhanden, die ursprünglich in der Hypodermis liegen, beim alten Käfer aber in Bündeln von 30—40 Zellen dicht zusammengedrängt sind. Leydig bemerkt von diesen Paketen »daß sich ihre Gänge alle nach einem Punkt richten«. Diese Bündel von Zellen gleichen sehr dem Drüsenhaufen unter dem Pronotum (Fig. 12). An Schnitten durch den Femur des Vorderbeines eines jungen Käfers konnte ich mich denn auch überzeugen, daß die Drüsen zunächst einzeln zwischen den Hypodermiszellen zerstreut liegen, wie das Fig. 16 für die Drüsen des Pronotums darstellt. Ihre Kanäle durchsetzen die Wandung der Extremität nicht zu Bündeln vereinigt in einem Cribellum, sondern ihre Mündungen sind über einen großen Bezirk verteilt.

b. Bau der Hautdrüsen.

Bei einer Besprechung des Baues der einzelligen Hautdrüsen von *Dytiscus marginalis* wird man mit Vorteil von Leydigs Ausführungen über diesen Gegenstand ausgehen. Nach diesem Forscher besteht der Drüsenkörper aus einer »granulären Masse, aus der die Kerne und besonders lebhaft die Anfänge der ausführenden Chitinröhrchen hervorstechen. Was letztere betrifft, so sind sie an ihrem Beginn innerhalb der Zelle hier mehr verdickt als bei allen andern aufgezählten Coleopteren, und die Verdickung scheidet sich in einen centralen Cylinder und in eine davon ziemlich weit abstehende Umhüllung. Aber es tritt auch noch eine andre Bildung hervor, indem zwischen dem inneren Cylinder und der Scheibe zahlreiche Strichelchen verlaufen, die ich für feine Kanäle halte, welche zunächst aus dem Zellraum das Secret in den centralen Cylinder, von dem ich annehmen muß, daß er einem erweiterten Lumen des Ausführungsganges entspricht, leiten. Der helle, von den Strichelchen durchsetzte Abschnitt ist wohl eine dicke Membran des beginnenden Ausführungsganges«. »Öfters begegnete ich auch Drüsen, bei denen das Lumen des Ausführungsganges mit kleinen, Fettropfen ähnlichen Körpern mehr oder weniger angefüllt war.«

Die Beschreibung der einzelligen Hautdrüsen wurde von späteren Forschern nachgeprüft und erweitert. Besonderes Interesse verwandte man auf das Studium des ellipsoiden Körpers. Trotzdem steht die Beantwortung einer Reihe den feineren Bau dieses Gebildes betreffenden Fragen noch aus. Von den in der Literatur vorhandenen Angaben über Hautdrüsen seien hier nur einige Arbeiten erwähnt, welche unsre Kenntnis dieser Gebilde wesentlich gefördert haben.

In jüngster Zeit hat Törne eine Beschreibung des feineren Baues der Drüsen, besonders der Binnenblase, von *Dytiscus marginalis* gegeben, die eine gewisse Übereinstimmung mit der älteren Auffassung Leydigs zeigt. Der Autor »gelangt zu folgender Vorstellung von dem Bau dieses Teiles der Drüse (Binnenblase): der intracelluläre Teil des Ausführungsganges zieht als ein gerader oder leicht gebogener Schlauch durch die Zelle und besitzt zahllose, äußerst feine, unter rechtem Winkel von ihm abgehende Äste; diese sind alle von gleicher Länge, denn sonst könnte kein so regelmäßig elliptischer und scharfer Kontur um den gestreiften Teil der Zelle entstehen. Man könnte den Ausführungsgang mit einer Lampenbürste vergleichen, der Stiel der letzteren entspricht dann dem außerhalb der Zelle gelegenen Teile, das mit Borsten besetzte Ende dem intracellulären Teile des Ausführungsganges, die

nach allen Seiten vom Stiele abstehenden Borsten den feinen Verästelungen. Denkt man sich das ganze hohl, so hat man ein genaues Bild des merkwürdigen Drüsenausführungsganges. Zu einer ähnlichen Vorstellung war auch Leydig im Jahre 1859 gelangt. Er erklärte die Strichelchen '. . . für feine . . . Kanälchen . . . welche zunächst aus dem Zellraum das Secret in den centralen Cylinder, von dem ich annehmen muß, daß er einem erweiterten Lumen des Ausführungsganges entspricht, leiten'.«

In den weiter unten folgenden Ausführungen werde ich zu der irrigen Auffassung Törnes von dem Bau der Binnenblase Stellung nehmen.

Eine ganz andre Ansicht von der Natur der Binnenblase vertreten eine Reihe Forscher; diese Autoren halten die Binnenkapsel für eine hohle Blase, die man etwa mit einer Vacuole in der Drüsenzelle vergleichen kann; dieser Meinung schließe ich mich vollkommen an. Von den einschlägigen Arbeiten, die Törne leider ganz unberücksichtigt gelassen hat, seien hier folgende erwähnt. Zunächst sei bemerkt, daß Leydig (1890) seine Beschreibung der Binnenblase dahin abänderte, daß »der von Strichelchen durchsetzte Raum« ihm jetzt »deutlich als eine quergefächerte Kapsel« erscheint. Gilson untersuchte 1888 die Stinkdrüsen von *Blaps mortisaga* und fand in den einzelnen Drüsenzellen Binnenblasen mit ausgeprägter Strahlung um einen centralen Ausführungskanal; er hält die Wandung der Blase, die radiäre Strahlung und sogar den ausleitenden Kanal für »des produits de la différentiation du cytoplasme«.

In den neueren Arbeiten wird die Meinung vertreten, daß das ausleitende Röhrchen aus Chitin besteht, daß aber die übrigen Teile der Binnenblase plasmatischer Natur seien. Zu diesem Ergebnis kommt z. B. Wasmann, der die Hautdrüsen der Ameisen- und Termitengäste eingehend untersuchte. Für *Claviger testaceus* wurde seine Beschreibung 1910 von Krüger nachgeprüft und in einigen Punkten erweitert.

Hoffbauer findet 1892 bei seinem Studium der Drüsen in den Elytren von *Lina populi*, »daß die Wandung des Bläschens keine Durchbohrung besitzt. Die Abgrenzung des Bläschens ist wahrscheinlich eine Verdichtung des wandständigen Plasmas. Die Entleerung des flüssigen Secretes wird durch Transfusion erfolgen«. Sehr eingehend hat Dierckx (1899) diese Verhältnisse an den Pygidialdrüsen von *Dytiscus* untersucht. Bei meinen Ausführungen über die Hautdrüsen werde ich des öfteren auf diese Arbeit eingehen müssen.

Die Hautdrüsen von *Dytiscus marginalis* besitzen kugelig bis eiförmige Gestalt. Der größte Durchmesser schwankt im allgemeinen zwischen 10—20 μ. Die Zelle ist von einer Membran umgeben. Im Innern der Drüse fallen der Kern und die Binnenkapsel durch ihre Größe auf. Der von einer Membran begrenzte bläschenförmige Kern ist eiförmig oder zuweilen schwach bohnenförmig gekrümmt (Fig. 19 *k*). Das Chromatin (*ch*) ist in kleinen Körnern und größeren Brocken über das Kernnetz verteilt; ein umfangreicher Nucleolus (*n*) ist vorhanden.

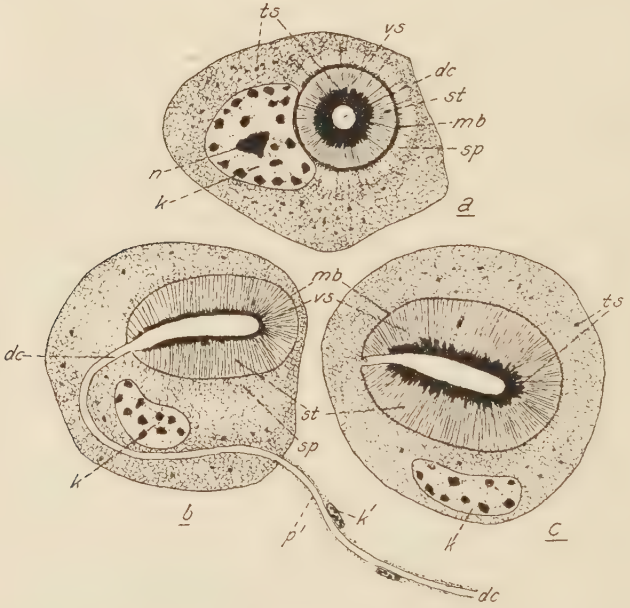


Fig. 19.

Querschnitte durch drei einzellige Hautdrüsen von der Rückendecke eines hinteren Abdominalsegmentes des Käfers. *dc*, ausleitendes Chitinröhrchen; *k*, Kern; k^1, Kern der Matrix des Chitinröhrchens; *mb*, Wandung der Binnenblase; *n*, Nucleolus; p^1, Plasma der Matrix des Chitinröhrchens; *sp*, Strahlung im Plasma; *st*, Strahlung in der Binnenblase; *ts*, Secretkörnchen. Vergr. 1280.

Das Plasma besitzt schwach netzförmige Struktur; dieselbe kann aber zuweilen undeutlich werden, alsdann macht der Zelleib den Eindruck einer granulierten Masse. In Fig. 19 *b* ist die weitmaschige lockere Netzstruktur besonders klar in dem centralen Teil der Zelle zu erkennen; hingegen besitzt die Zelle *c* vornehmlich an ihrer Peripherie stark granuliertes Plasma. In der Drüse liegen stark färbbare Körnchen (*ts*) unregelmäßig verstreut, die zweifellos bei der Konservierung zu Körnchen erstarrte Secrettröpfchen vorstellen. Ihr verschieden

zahlreiches Auftreten hängt von dem Secretionsstadium ab, in dem sich die Zelle befindet.

Die Ableitung des Secrets aus der Zelle erfolgt mittels eines dünnen Chitinrohres (*dc*). Dasselbe beschreibt in der Drüsenzelle mehrere Bogen und Windungen, tritt dann aus der Zelle heraus, zieht zwischen den Hypodermiszellen hindurch und durchbohrt die Cuticula (Fig. 17 u. 19 *dc*). Dieser Kanal ist nach dem Verlassen der Drüsenzelle von einem feinen Plasmabelag (*p'*) überzogen, in dem kleine ovale chromatinarme Kerne (*k'*) liegen. Die Zahl dieser Kerne gibt an, aus wieviel Zellen die protoplasmatische Hülle, die Matrix dieses Chitinröhrchens besteht.

Törne beobachtete ebenfalls den feinen Plasmabelag der ausleitenden Chitinröhrchen: »Ab und zu konnte ich auch kleine rundliche Kerne vom Habitus der Bindegewebskerne dem Ausführungsgang anliegen sehen, glaube aber, daß sie mehr zufällig in die Lage geraten waren, und nicht als Bestandteil eines eventuell vorhandenen zelligen Beleges des Ausführungsganges aufzufassen sind, da ich sie nur vereinzelt, nicht überall beobachten konnte.«

Dem gegenüber betont aber Krüger, daß die kleinen Kerne an den chitinösen Ausführungsgängen der »Myrmecophilendrüsen I sicher . . . dem Plasmabelag des Ausführungsganges angehören«.

Ferner ist eine Angabe von Dahl zu erwähnen, welche von *Saperda* aussagt: »Hier setzt sich die Drüse zusammen aus einer secernierenden Zelle und einer Zelle, deren Funktion es wohl sein dürfte, den chitinösen Ausführungsgang zu bilden. Wenigstens sieht man in dem Plasmaüberzug des Chitinröhrchens einen lang gestreckten Kern.«

Die Hautdrüsen von *Dytiscus marginalis* sind also mehrzellige Gebilde. Sie bestehen aus einer stark modifizierten Hypodermiszelle, dem Secretherd, und einer Reihe mit der Bildung des chitinösen Drüsenkanals betrauter Matrixzellen, die als verhältnismäßig wenig modifizierte Hypodermiszellen anzusehen sind. Das Chitinröhrchen besitzt in seiner ganzen Länge gleiche Dicke. Nur sein in der Drüse gelegenes blindgeschlossenes Ende ist schwach flaschenförmig aufgetrieben und die Wandungen scheinen etwas stärker chitinisiert zu sein (Fig. 19).

Dieser erweiterte Teil des Rohres steckt in einer geräumigen Blase, der Binnenkapsel (*vs*). Dieselbe kann zuweilen von ansehnlicher Länge sein und folgt dann den Windungen und Krümmungen des Chitinkanals, so daß sie eventuell in ihrem Verlauf scharfe Knikkungen aufweist. Auf Längsschnitten zeigt die Binnenkapsel ellipsoide bis schwach bohnenförmig gekrümmte Gestalt (Fig. 19 *b* u. *c*). Der

kreisförmige Querschnitt besitzt annähernd dieselbe Größe wie der Kern (Fig. 19 *a*). Die geringe Größe der Kerne in Fig. 19 *b* und *c* erklärt sich so, daß der Schnitt die Kerne nur sehr peripher getroffen hat. In den Zellen *b* und *c* von Fig. 19 tritt die außerordentliche Größe der Binnenkapsel im Verhältnis zur Zellgröße besonders hervor. Gegen das Zellplasma ist der ellipsoide Körper durch eine Membran (*mb*) abgegrenzt.

Von dem erweiterten Teil des Chitinröhrchens geht eine feine radiäre Strahlung (*st*) aus; die feinen homogenen Fädchen, die senkrecht auf den Chitinröhrchen stehen, ziehen bis an die Wandung der Blase. Sie bestehen wahrscheinlich aus einem sehr feinen gleichmäßigen hyalinen Plasma; die gleiche Meinung vertritt auch Wasmann, der diese Strahlen in den Hautdrüsen von *Claviger* ebenfalls als Plasmafäden beschreibt. In der Umgebung der Binnenkapsel tritt auch in dem Zellplasma eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Strahlung (*sp*) nach dem ellipsoiden Körper hin auf. Besonders auffällig ist diese Erscheinung in Fig. 19 *a*, wo der Binnenkörper von einem hellen Hof umgeben ist. Die feinen Plasmafäden (*sp*) ziehen von dem dichten Zellplasma durch diesen Hof an die Wandung der Binnenkapsel. Sie liegen in der Verlängerung der zwischen Chitinröhrchen und Blasenwandung ausgespannten Fasern (*st*). Auf die vielleicht vorhandenen Beziehungen dieser Strahlung zur Ausleitung des Secretes soll bei der Beschreibung der Prothoraxdrüsen eingegangen werden.

Die Oberfläche des ausleitenden Chitinkanälchens (*dc*) wird, wenn die Drüse in Secretion begriffen ist, von einer dichten Hülle kleiner Körnchen (*ts*) bedeckt, die sich wie die im Plasma vorkommenden Secretkörnchen färben, die also auch zweifellos Secrettröpfchen sind. Diese Körnchen liegen entweder vereinzelt auf oder zwischen den radiär ausstrahlenden Fasern, oder sie fließen zu einer dichten Schicht zusammen, welche die Oberfläche des Chitinröhrchens vollständig umhüllt (Fig. 19). Da in der Wandung des ausleitenden Kanals keine Öffnungen zu erkennen sind, so muß das Secret durch die feinsten Porenkanälchen des Chitins treten, um nach außen zu gelangen.

Die Wandung (*mb*) der Binnenkapsel ist eine Membran von wechselnder Dicke. Bei stärkerer Vergrößerung löst sich diese auf Schnitten in eine Reihe von Punkten auf. In Fig. 19 *c* ist aber zu erkennen, daß die Punkte in eine homogene Grundsubstanz eingebettet sind; dieselbe tritt bei den Zellen *b* und *c* nicht so stark hervor. Diese Punkte sind, wie das auch Dierckx angibt, die Verbindungsstellen

der Fasern der Binnenkapseln und der Stränge des Zellplasmas. Dierckx konnte feststellen, daß bei den Pygidialdrüsen das Aussehen der Membran je nach dem gebrauchten Fixationsmittel verschieden ist. Die gleiche Beobachtung konnte ich bei den Prothoraxdrüsen machen. Bis zu einem gewissen Grade ist also ein derartiger Einfluß der Konservierungsmittel vorhanden; zum Teil wird das verschiedene Aussehen der Membran aber auch von dem Secretionsstadium abhängen, in dem sich die Zelle gerade befindet. Diesen Umstand hat Dierckx unberücksichtigt gelassen. Einige diesbezügliche Beobachtungen konnte ich an den für diese Untersuchungen günstigeren Komplexdrüsen machen; dieselben sollen weiter unten erwähnt werden. Aber auch bei Benutzung ein und desselben Konservierungsmittels zeigt die Membran gelegentlich verschiedenes Aussehen, so sind z. B. Fig. 19 *a*, *b*, *c* nach drei Zellen gezeichnet, die dicht nebeneinander in einem Schnitt liegen, und trotzdem besitzen die Membranen verschiedene Stärke. Das Objekt war mit Sublimat-Alkohol-Eisessig konserviert. Dierckx glaubt auf Grund dieser Tatsachen auf Verschiedenheiten in dem feineren Bau der Membran in benachbarten Zellen schließen zu müssen. Nach seiner Meinung ist die Wandung der Blase aus dem netzförmig wabigen Plasma »par la simple régularisation et la soudure en résau des trabécules suivant une surface sphérique« entstanden.

Diese »scharfe Kontur um den gestreiften Teil der Zelle« (Binnenblase) kommt nach Törne so zustande, daß die unter rechtem Winkel von dem centralen Kanal abgehenden Ästchen gleiche Länge besitzen. Er hat also die Membran, die Wandung der Blase, nicht gesehen.

Jene unter rechtem Winkel vom ausleitenden »Schlauch« abgehenden Ästchen sind nach Törne chitinisiert. Nun haben aber Gilson, Dierckx und Wasmann die plasmatische Natur jener Strahlen oder Fasern in der Binnenblase nachgewiesen. Törne führt als Stütze für seine Behauptung die Tatsache an, daß bei Einwirkung von kalter Kalilauge das Plasma der Drüsenzelle sehr bald aufgelöst wird, die radiär gestrichelte Zone viel länger widersteht und der Ausführungsgang sogar in kochender Kalilauge nur sehr wenig angegriffen wird. Aber der Umstand, daß sich die radiär gestrichelte Zone auch in kalter Kalilauge löst, beweist doch die plasmatische Natur dieser Bildung. Wenn diese Partie der Einwirkung des Reagens länger widersteht, so erklärt sich das einfach so, daß die Wandung der Binnenblase aus einem verdichteten modifizierten Plasma besteht, welches langsamer von der Lauge aufgelöst wird und das Eindringen des Stoffes in die Binnenblase eine Zeitlang verhindert. Ist aber die Wandung erst

aufgelöst, dann werden die feinen Plasmafäden in der Blase auch sehr bald zerstört.

Gilson hat schon beobachtet, daß Wandung und Fasern der Binnenblase widerstandsfähiger gegen die Zerstörung durch Reagenzien sind, als das übrige Plasma.

Wären jene Ästchen feine Chitinröhrchen, wie Törne behauptet, so müßte man ihre Einmündung in den ausführenden »Schlauch« sehen können. In Wirklichkeit ist die Wandung des chitinösen Sammelkanals vollkommen glatt; Durchbohrungen sind selbst mit den stärksten Vergrößerungen nicht festzustellen. Die Meinung der Mehrzahl der Autoren geht dahin, daß die Binnenkapsel eine Blase ist. Die Abgrenzung des Zellplasmas gegen diesen Hohlraum geschieht durch eine feste Membran, wie alle Forscher mit Ausnahme von Törne übereinstimmend angeben; am frischen Material ist dieselbe sehr deutlich zu erkennen. Die Wandung der Blase ist nach Hoffbauer ein verdichtetes wandständiges Plasma, welches keine Poren besitzt. Auch Dierckx läßt die Membran aus dem Zellplasma hervorgehen. Die bei starker Vergrößerung in der Wandung hervortretenden intensiv gefärbten Punkte sind die Verbindungsstellen zwischen den Strängen des Zellplasmas und den Fasern in der Binnenblase.

Meine Auffassung von der Membran deckt sich im wesentlichen mit den Ansichten der oben erwähnten Forscher. Die Wandung der Binnenkapsel ist ein alloplasmatisches Organ, d. h. sie besteht aus einem Plasma, das durch gewisse Modifikationen an eine bestimmte Funktion angepaßt ist und sich von dem übrigen Zellplasma unterscheidet. Die Funktion dieser Plasmamembran besteht darin, daß sie den Hohlraum der Blase gegen den Plasmaleib der Zelle abschließt. Die Membran besitzt Durchbohrungen, durch die pseudopodienartige dünne Plasmafäden aus der Zelle heraus in den Hohlraum der Kapsel treten und bis an die Wandung des Chitinröhrchens ziehen. Die dunkel gefärbten Punkte, die man bei starker Vergrößerung in der Membran erkennt, sind jene Durchbohrungen. Dieselben erscheinen dunkler als die übrigen Partien der Membran, weil sie von den Plasmafäden, die zur Chitinröhre ziehen, erfüllt sind. Diese Auffassung vom Bau der Binnenkapsel ist auf die Ergebnisse der Untersuchung der Komplexdrüsen des Prothorax begründet. Da nun aber alle Hautdrüsen von *Dytiscus marginalis* nach demselben Grundplan gebaut sind, so scheint nichts dagegen zu sprechen, die an dem besonders günstigen Objekt gewonnenen Resultate auch auf die in Rede stehenden einzelligen Hautdrüsen auszudehnen.

II. Die Drüsenpakete.

In diesem Abschnitt sollen eine Reihe von Drüsenbildungen zusammengefaßt werden, die Übergänge zwischen den einzelligen Hautdrüsen und den Komplexdrüsen vorstellen. Im wesentlichen sind es drei Momente, die eine Weiterentwicklung von den einzelligen Hautdrüsen zu kompliziert gebauten zusammengesetzten Drüsenbildungen bewirken. Durch das Zusammentreten einer großen Zahl von einzelligen Hautdrüsen zu einem festgefügten Drüsenhaufen entsteht ein räumlich scharf begrenztes Drüsenpaket. Der feste Zusammenschluß der einzelnen Zellen zu einer Einheit dokumentiert sich dann auf einer nächst höheren Organisationsstufe in der Vereinigung der ausleitenden Chitinröhrchen zu einem gemeinsamen Strang, der die Körperwand in einem Cribellum durchsetzt. Endlich kann der histologische Bau der einzelnen Elemente eines solchen zusammengesetzten Secretherdes specifische Modifikationen erfahren.

Auch andre Autoren bezeichnen Vereinigungen von einzelligen Hautdrüsen als Einheiten, Drüsenorgane. Als Beispiel sei die von Dierckx beschriebene »glande anexe« der Pygidialdrüsen von *Carabus granulatus* genannt. An der Mündung der Pygidialdrüsen dieses Käfers liegt ein Haufe einzelliger Hautdrüsen, dessen ausleitende Chitinröhrchen an einer eng umschriebenen Stelle der Wandung des Ausführungsganges der Pygidialdrüsen münden. Die Drüsenzellen bilden einen festgefügten Haufen; ihre Chitinröhrchen verlaufen dicht zusammengedrängt und ordnen sich zu einem Bündel an. »Il en résulte un ensemble nettement délimité et charactéristique que nous sommes tentés de comparer à un lobe de la glande pseudo-acinose du *Blaps*«.

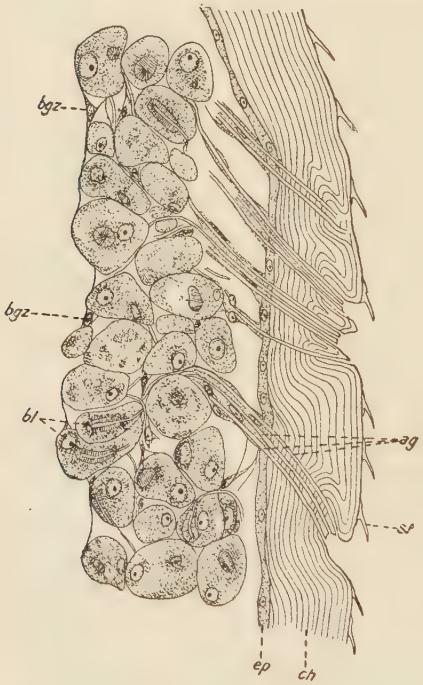
Wasmann und Krüger bezeichnen bei *Claviger testaceus* als »Myrmecophilendrüsen« Bündel von einzelligen Hautdrüsen, deren ausleitende Kanälchen in Strängen vereinigt zur Körperwand ziehen und dieselbe in Cribellen durchsetzen. Diese Drüsenzellen bilden »umfangreiche Drüsenbüschel, deren einzelne Zellen gruppenweise zu rosettenförmigen Lobes secreteures oder Pseudoacini (Gilson 89, Dierckx 99) vereinigt sind.« Ich möchte diese Bildungen zu den Drüsenpaketen rechnen und die Bezeichnung »Pseudoacinus« für komplizierter gebaute Drüsenbildungen aufsparen.

Bei der Entwicklung der hier zu besprechenden Drüsen brauchen jedoch nicht alle drei Momente gemeinsam mitzuwirken, vielmehr vereinigen diese Secretherde immer nur zwei der oben angeführten Charaktere in sich, so daß also mehrere Typen von Drüsenpaketen

nebeneinander möglich sind. Diese verschiedenen Formen sollen im folgenden näher betrachtet werden.

a. Erster Typ.

Die dem einfachsten Typ angehörenden Drüsenpakete unterscheiden sich nur wenig von den dichten Lagern einzelliger Hautdrüsen, wie wir sie etwa unter dem Pronotum fanden. Während aber die gewöhnliche Anhäufung der Secretherde zur Bildung flacher weitausgedehnter Lager führte, die sich nur schlecht begrenzen lassen, sind die in Frage stehenden Drüsenpakete auf kleine engumschriebene Bezirke der Körperwand beschränkt. Mehrere derartige Drüsenpakete hat Demandt an dem Geschlechtsapparat beschrieben. Zur näheren Betrachtung sei eines jener keilförmigen Drüsenpakete gewählt, die dem Teil des Präputiums aufgelagert sind, der zwischen den ventralen Kanten der Parameren ausgespannt ist (Kopie 1). Die einzelnen Zellen des Polsters liegen in mehreren Lagen übereinander dieser Membran (*ch*+*ep*) auf. Sie sind vollständig in die Leibeshöhle hinein verlagert; die Matrix der chitinösen Membran des Präputiums ist ein sehr flaches Epithel (*ep*). Die secernierenden Zellen lassen noch keinen Zusammenschluß zu einzelnen Gruppen erkennen, sondern sie liegen wirr durcheinander; hingegen vereinigen sich je vier bis fünf ausleitende Chitinröhrchen (*ag*) zu Bündeln, die dann die Körperdecke gemeinsam durchsetzen, um dann »am Grunde grubenförmiger Einsenkungen des Chitinbeleges des Präputiums nach außen zu münden«. Derartige gemeinsame Mündungen einer Reihe von ausleitenden Chitin-

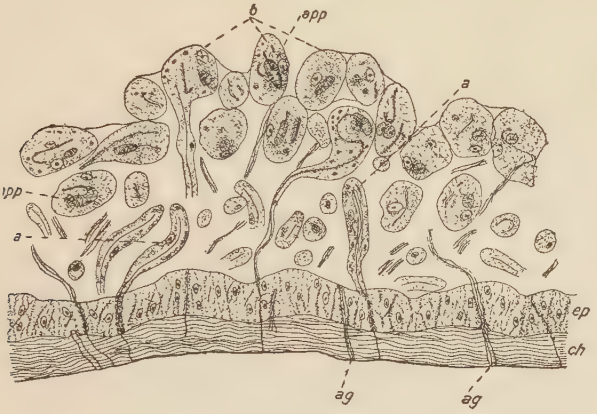


Kopie 1.

Schnitt durch ein Drüsenpolster des Präputiums. *ag*, Ausführungsgänge mit radiär gestreifter Blase (*bl*) in den Drüsenzellen endigend. Das Epithel des Präputiums (*ep*) mit sehr starker chitinöser Cuticula (*ch*), welche mit Stacheln (*st*) besetzt ist. (Vergr. 300 : 1). C. Demandt, Der Geschlechtsapparat von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912. S. 294. Fig. 74.

röhrchen sind in großer Zahl im Bereich des Drüsenpaketes auf dem Präputium verteilt. Der feste Zusammenhalt der einzelnen secretorischen Elemente zu einem Paket wird dadurch erhöht, daß zwischen den Drüsenzellen Bindegewebszellen (*bgz*) verstreut sind, deren Fibrillen sich zwischen den Drüsenzellen hindurchziehen und so ein dichtes filziges Polster bilden; dasselbe ist gegen die Leibeshöhle durch eine »Membrana propria« abgegrenzt (Demandt, Fig. 74, Kop. 1).

Die Bindegewebszellen hat auch Demandt »überall zwischen den Drüsenzellen und ihren Ausführungsgängen« gesehen. Ich möchte aber auch auf die Möglichkeit hinweisen, daß die als Bindegewebs-



Kopie 2.

Drüsen des Scheidenrohres. *ep*, Hypodermis mit Chitinbelag (*ch*); *a*, schlauchförmige, *b*, kugelige Drüsenzellen; *app*, ausführender Apparat; *ag*, Ausführungsgang. Vergr. 216 : 1. C. Demandt, Der Geschlechtsapparat von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912. S. 229. Fig. 35.

zellen beschriebenen Gebilde zum größten Teil zu den feinen plasmatischen Hüllen der ausleitenden Chitinröhren gehören, die das ganze Drüsenpolster durchsetzen. Bei der Konservierung und beim Schneiden können kleine kernhaltige Fetzen dieser Hüllen von ihren Chitinröhrchen abgerissen sein und nun frei zwischen den Drüsenzellen liegen. Da die einzelnen Elemente der Drüsenpakete ein gänzlich regelloses Gewirr bilden, so kann man sich über die wahre Natur der kleinen Kerne keine Klarheit verschaffen. Bei den Komplexdrüsen erlaubt die regelmäßige und übersichtliche Anordnung der Elemente mit Sicherheit festzustellen, daß jene kleinen Kerne, die hier als Bindegewebskerne bezeichnet werden, immer zu den Plasmasäumen der ausleitenden Chitinröhrchen gehören, also ectodermaler Herkunft sind.

Der Bau der Drüsenzellen stimmt mit dem der Hautdrüsen überein.

Da Demandt diese Verhältnisse schon richtig beschrieben hat, so erübrigt sich wohl ein weiteres Eingehen auf diesen Gegenstand.

Am männlichen Geschlechtsapparat kommen diese Drüsenpakete hauptsächlich an dem Präputium vor, und zwar liegen sie nach Demandt in dem blindgeschlossenen Beutel, den das Präputium zwischen den Parameren bildet. »Der Abschnitt des Präputiums, der sich zwischen den ventralen Kanten der Parameren ausspannt, ist äußerst dick und gallertig, da ihm im Innern des Beutels zwei keilförmige Drüsenpakete aufliegen. Diese Drüsen münden nach außen auf den unterhalb der Membran gelagerten Penis aus.«

Ein drittes Drüsenpaket liegt weit vorn am Penis in der Partie des Präputiums, die von der dorsalen Kante des Penis nach den Ventralkanten der Parameren zieht. »Die Drüsen münden in den Raum, der von den Parameren und der starken Krümmung des Penis umschlossen wird. Daher stammt auch das gelbe flockige Secret, welches sich zu jeder Zeit in dem Raum vorfindet.«

Einige weitere hierher zu zählende Drüsenpakete hat Blunck am Penis beschrieben. Dieselben sind bedeutend kleiner als die im Präputium gelegenen, so daß sie nur auf Schnitten zu finden sind. Zwei Pakete umfassen ringförmig die Mündung des Ductus ejaculatorius (Blunck, Fig. 36, 1 *Dr* u. 2 *Dr*); sie entsenden »ihre zu Strängen von vier und mehr Elementen sich vereinigenden Ausführungskanäle in die Penisrinne«. Das Secret dieser Drüsen umhüllt nach Blunck als eine dünne Membran, als »Patronenhülse«, die Spermatophore.

Schließlich sei ein Drüsenpaket erwähnt, das Blunck in der Penisspitze fand. Dieses Paket weicht insofern etwas von dem gewöhnlichen Bauplan ab, als die Drüsenmündungen nicht in unmittelbarer Nähe der Secretherde gelegen sind. Hier ziehen vielmehr die Chitinkanäle von den Drüsen zur Penisspitze; sie durchsetzen aber die Wandung des Penis nicht gemeinsam an einer Stelle, sondern die Cuticula wird in der Umgebung des Penisknopfes von den getrennt mündenden Röhrchen perforiert (Blunck, Fig. 36 3 *Dr*); »das im Bereich des Penisknopfes austretende Secret dürfte die mit ihm bei der Copula in Verbindung tretende Legescheide vor Verletzung schützen«.

Auch am weiblichen Geschlechtsapparat hat Demandt solche Drüsenpakete beobachtet. Dieselben sind im wesentlichen auf den Befruchtungsgang beschränkt. »An dem Drüsenpolster des Befruchtungsganges sind zwei Regionen zu unterscheiden: die Hauptmasse liegt hervorgewölbt aus der Begattungstasche als Wulst nach

außen. Der andre Komplex liegt zwischen Ringmuskulatur und Epithel der Begattungstasche zu beiden Seiten des Befruchtungsganges.« Dieser zweite Komplex zieht als ein Drüsenstrang am Hals der Begattungstasche entlang und geht auf die Scheide über, wo er allmählich nach hinten an Stärke abnimmt, »um vor dem Eintritt der Scheide in den Legesäbel zu endigen«; auch hier behält er seine »Lagerung zu beiden Seiten des Lumens« der Vagina.

Auch dieses Drüsenpaket zeigt wieder den schon oben besprochenen Aufbau aus einzelligen Hautdrüsen, die durch Bindegewebsfibrillen untereinander verbunden sind. Die ausleitenden Chitinröhrchen ziehen zur Wandung des Befruchtungsganges, ohne dabei untereinander in Beziehung zu treten. Die Ausmündungen sind über die ganze Länge des Befruchtungsganges verteilt. Die Zellen besitzen den schon oben erörterten typischen Bau der einzelligen Hautdrüsen. Auch Demandt gibt eine kurze Beschreibung der histologischen Verhältnisse.

Auf einen Punkt dieser Darstellung möchte ich hier etwas näher eingehen. Demandt schreibt: »Nach seinem Eintritt in die Zelle bildet der Ausführungsgang stets ein oder zwei Schleifen und endigt dann in einen komplizierten Apparat (Binnenkapsel, Verfasser). Derselbe ist verschieden geformt: birnförmig, walzenförmig oder fast kugelig. Dieser Körper besteht aus einer großen Anzahl feinster elipsoidischer Tuben, die alle in den centralen Ausführungskanal einmünden. Um ihn herum liegt ein großer, runder, heller Hof, der als Sammelblase anzusehen ist (Fig. 34).« Diese Darstellung ist an Hand von »mit Osmiumsäure schwach gefärbten Totalpräparaten in Glyzerin« gegeben. Sie erinnert an die von Törne vertretene Auffassung des Baues der Binnenblase. Ein Totalpräparat mußte diese Verhältnisse vortäuschen, weil an ihm der feinere Bau der Binnenkapsel nicht deutlich zu erkennen ist; vor allen Dingen treten die feinen Plasmafäden, die von der Wandung der Blase zum Chitinröhrchen ziehen, vollständig zurück. Schnittserien führten mich zu folgender Deutung. Das Secret ist an der Wandung des ausleitenden Kanals in Form großer ellipsoider Tropfen an der Basis der feinen Plasmastränge angeordnet, wie das an der Fig. 19 zu erkennen ist. Diese Secrettropfen haben die »feinsten ellipsoidischen Tuben« vorgetäuscht. Im übrigen stimme ich mit den Ausführungen Demandts vollkommen überein.

b. Zweiter Typ.

Einem zweiten Typ gehört eine Reihe von Drüsen an, die an den Kauwerkzeugen unsers Käfers vorkommen. Gegen die eben behan-

delten Drüsenpakete ist insofern ein Fortschritt vorhanden, als die Mündungen der ausleitenden Kanäle sich nicht mehr über eine ausgedehnte Region der Körperwand verteilen, sondern daß sie auf einen kleinen Raum eng zusammengedrängt sind. Diese Stelle der Körperwand wird von den zahlreichen Chitinröhrchen siebartig durchbohrt. Auch hierfür ein Beispiel.

Die zu betrachtende Drüse liegt an der Basis der Kauwerkzeuge dicht an der weichhäutigen Verbindung zwischen erster und zweiter Maxille. Fig. 20 gibt einen Teil eines Querschnittes durch den Kopf und zwar durch die Ansatzstelle der ersten Maxille am Schädel. Das

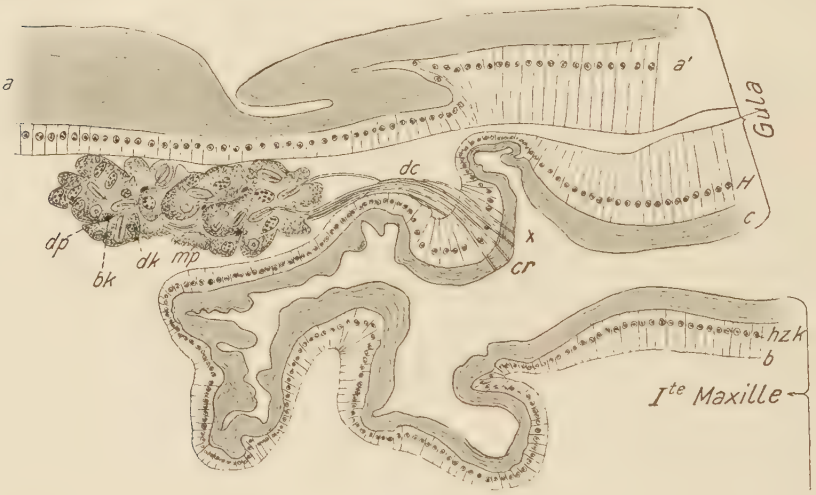


Fig. 20.

Querschnitt durch die Ansatzstelle der ersten Maxille am Schädel. *b*, Basalmembran; *bk*, Bindegewebskern; *c*, Cuticula; *cr*, Cribellum; *dc*, ausleitendes Kanälchen; *dk*, Drüsenkern; *dp*, Drüsenpaket; *H*, Hypodermis; *hzk*, Hypodermiszellkern; *k'*, Kern der Matrix des ausleitenden Röhrchens; *mp*, Membrana propria; p^1, Plasma der Matrix des ausleitenden Röhrchens. Vergr. 150.

Drüsenpaket (*dp*) liegt der ventralen Wandung der Gula dicht auf. Es besteht aus einem Haufen von vielleicht 80 Zellen, die in mehreren Lagen übereinander liegen. Das Drüsenpaket ist in Anpassung an die gegebenen räumlichen Verhältnisse flach, scheibenförmig ausgebreitet, so daß es im Querschnitt die Form einer langgestreckten Ellipse besitzt. Es wird von einer dünnen Membran, einer Membrana propria (*mp*) umhüllt. Die einzelnen secretorischen Elemente werden auch wieder durch Bindegewebsfibrillen fest zusammengehalten. Die Bindegewebszellen sind an ihren kleinen Kernen (*bk*) kenntlich (Fig. 20 *bk*). Die einzelnen Zellen sind enger aneinander gedrängt als in den am

Geschlechtsapparat gelegenen Drüsenpaketen; infolgedessen sind zwischen den einzelnen Elementen einer Drüse nirgends Lücken vorhanden.

Die einzelligen Secretherde zeigen keine Abweichungen von dem bekannten Bau der Hautdrüsen. Die ausleitenden Kanäle (*dc*) der secernierenden Zellen bahnen sich ihren Weg zwischen den Drüsen und Bindegewebszellen hindurch, bis sie die der Mündungsstelle zugewandte Oberfläche des Paketes erreichen. Sie ziehen dann in Bündeln vereinigt zur Körperdecke. Dabei können die Plasmabelege (*p'*) der Röhren eines Bündels miteinander verschmelzen (Fig. 21 *p'*). Zwischen den Kanälen (*dc*) liegen die kleinen länglichen Kerne (*k'*) dieses Plasmasaumes (*p'*). Die einzelnen Kanäle kommunizieren jedoch nicht miteinander. Sie ziehen an die weichhäutige Verbindungsstelle zwischen I. Maxille und Schädelkapsel und durchbohren die Körperwand dicht nebeneinander (*cr*), um ihr Secret über die Oberfläche der faltenreichen Gelenkhaut zwischen erster Maxille und Gula, bzw. zweiter Maxille, zu ergießen. Auf Schnittbildern (Fig. 21) sieht man immer nur eine geringe Zahl von mündenden Kanälen; an der Schnittserie ließ sich feststellen, daß die Mündungen aller Drüsenzellen auf der halbkugeligen Vorwölbung der Gelenkhaut an der Stelle (*cr*) Fig. 20 gelegen sind. Infolgedessen wird die Cuticula bei *cr* siebartig durchbohrt. Ein Aufsichtsbild der Mündungszone würde das Cribellum besser erkennen lassen. Es wird also hier an einer Stelle, wo sehr leicht starke Reibung auftreten kann, das Secret von sehr vielen Drüsenzellen austreten, die von ihrer Wirkungsstelle entfernt an einem geeigneten Platze im Körper liegen.

Fig. 21.
Stelle der Fig. 20 bei *x* stärker vergrößert. Bezeichnung wie Fig. 20. Vergr. 800.

Drüsenpakete von ganz dem gleichen Bau finden sich auch an der Basis der andern Mundgliedmaßen. Auf jeder Seite des

Kopfes mündet also eine Drüse in die Gelenkfalte zwischen Labrum und Mandibel, eine zweite mündet zwischen Mandibel und I. Maxille und die dritte zwischen I. und II. Maxille. Aus der Lage der Secretherde kann man schließen, daß ihr Secret als Schmieröl die Gelenke zwischen Kopfkapsel und Kauwerkzeugen einfettet, und so die beim Kauen an diesen Stellen sicher auftretende Reibung vermindert.

Ähnliche Funktion haben wahrscheinlich auch die beiden Drüsenpakete, die in dem nach unten umgeschlagenen Teile des Labrums, dem oberen Dache der Mundhöhle, liegen. Die Austrittsstellen des Secrets befinden sich auswärts in einigem Abstand von den Sinneskolben des Labrums. Ihr Secret erleichtert das Vorbeigleiten des Oberkiefers an der oralen Kante des Labrums.

Auch in dem Oberkiefer ist je ein kleines Drüsenpaket entwickelt; es mündet in der dorsalen Wandung nahe der tiefen am proximalen Ende der Mandibel gelegenen Grube. Diese Pakete sind also Schmierdrüsen; sie haben nichts mit den bei andern Coleopteren beschriebenen Speicheldrüsen zu tun.

c. Dritter Typ.

Während die Vervollkommnung der Organisation der eben geschilderten Drüsenpakete die morphologische Seite betraf, findet in dem dritten Typ auch eine Weiterentwicklung des histologischen Baues der einzelnen Elemente eines Drüsenpaketes statt. Grob morphologisch betrachtet bieten diese Drüsen dasselbe Bild des oben erörterten ersten Typ; sie unterscheiden sich aber von ihm durch specifische Modifikationen des feineren Baues der Secretherde. Dieser dritte Typ wird repräsentiert durch die Drüsen des Scheidenrohres.

Auch diese Drüsen sind von Demandt eingehend untersucht worden. Ihre Lagebeziehung zum Geschlechtsapparat geht aus folgendem hervor: »Die Membran des Scheidenrohres ist in dem Abschnitte, welcher von der Naht der Seitenspangen zu den Genitalklappen zieht, infolge eines aufgelagerten Drüsenpolsters schwammig aufgetrieben. Die Drüsen liegen auf der Innenseite des ausgestülpten Scheidenrohres. Ihre Ausführungsgänge, welche die Membran durchsetzen, münden also in diesem Falle nach außen. In der Ruhelage liegen sie auf der den Genitalklappen zugewandten Seite der Membran, münden also in den Raum, welcher den Legesäbel enthält, die Spermatophorentasche. Daraus geht hervor, daß sie nur für die Ruhelage von Bedeutung sein können und ihre Aufgabe ist es jedenfalls, den Legesäbel

und besonders die Membran selber einzufetten, damit das Ausstülpen des Säbels erleichtert wird.«

In diesem Drüsenpolster kann man zwei Formen von Drüsenzellen unterscheiden. »Die innere Lage des Polsters wird hauptsächlich gebildet von einzelligen schlauchförmigen Drüsen. Sie sind keulenförmig und von mäßiger Länge. Der Ausführungsgang zieht sich durch sie hindurch fast bis zu ihrem Ende und ist in seinem hinteren Abschnitte umsäumt von einem hellen Hofe, welcher bei starker Vergrößerung eine sehr schwache Strahlung nach dem Ausführungsgang hin erkennen läßt« (Kop. 2, s. S. 441, Demandt, Fig. 35).

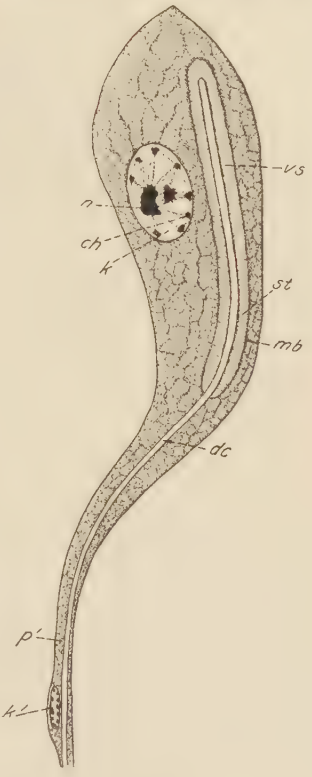


Fig. 22.

Längsschnitt durch eine Drüse der inneren Lage der Drüsen des Scheidenrohres. *ch*, Chromatin; *dc*, Chitinrohr; *k*, Kern; *k'*, Kern der Matrix des Röhrchens; *mb*, Wandung der Blase; *n*, Nucleolus; *p'*, Plasma der Matrix des Röhrchens; *st*, Strahlung in der Blase. Vergr. 1200.

Diese Zellen zeigen meist einige Krümmungen in ihrem Verlauf. Ihre größte Länge beträgt etwa 8 μ und ihr Durchmesser an der breitesten Stelle etwa 1—2 μ. Ganz besondere Beachtung verdient der Umstand, daß die eigentliche Drüsenzelle sich allmählich verjüngt und direkt in den Plasmabelag des ausleitenden Kanals übergeht. Der kleine Kern im unteren Teil der Zelle (Fig. 22 *k'*) ist ein Kern der Matrix des Chitinröhrchens. Zwischen dem zu diesem Kern gehörigen Plasmabelag des ausleitenden Kanals und dem Plasma der Drüsenzelle ist keine Grenze zu erkennen, obwohl das Objekt mit Flemmingscher Lösung sehr gut konserviert war. In diesem Punkte unterscheiden sich diese Drüsen also stark von den gewöhnlichen einzelligen Hautdrüsen, wo immer eine scharfe Scheidung zwischen der Drüsenzelle und den mit der Bildung des Chitinkanals betrauten Hilfszellen vorhanden ist.

Interessant ist, daß Krüger in den Zellen eines Drüsenbüschels, »das sich zwischen Penis und Enddarm« von *Claviger* »eindrängt«, ganz ähnliche Verhältnisse fand. Die Zellen unterscheiden sich von

den übrigen Drüsen dadurch, daß sie außer den kleinen Kernen der Matrix des ausleitenden Kanals »einen Zellkern an der Austrittsstelle des Kanälchens aus der Zelle . . . zeigen«, . . . »für die ich in der von mir gelesenen Literatur keine Parallele fand«. »Da der Sammelkanal die zu diesem Kern gehörige Zelle durchsetzt, . . . so könnte man sie vielleicht für eine Stützzelle desselben halten«.

Der Kanal zeigt in seiner ganzen Länge gleiche Weite; es fehlt ihm also die flaschenförmige Auftreibung seines oberen Endes, die bei den Hauptdrüsen zu beobachten war. Dieses hintere Ende des Chitinkanals steckt in der Binnenkapsel (*vs*). Dieselbe ist außerordentlich lang und schmal. Sie folgt den Krümmungen des ausleitenden Kanals und umhüllt ihn fast in der ganzen Länge seines Verlaufes in der Drüsenzelle. Sie kann noch größer sein, als in Fig. 22 dargestellt ist. Ein Vergleich der Fig. 22 und 19 läßt den Unterschied der Größenverhältnisse der Binnenkapsel bei diesen Drüsen und den typischen einzelligen Hautdrüsen sofort erkennen. Die Wandung (*mb*) der Binnenkapsel ist äußerst fein (Fig. 22 *mb*). Bei starker Vergrößerung lassen sich auch dunkel gefärbte Punkte in derselben erkennen. Das Zellplasma ist in der unmittelbaren Umgebung der Binnenkapsel verdichtet und stark granuliert, so daß die eigentliche Membran der Binnenkapsel fast ganz verdeckt wird. Von den stark tingierten punktförmigen Verdickungen in der Wandung der Blase ziehen sehr dünne, kaum sichtbare Plasmafäden (*st*) an den ausleitenden Chitinkanal. Die Oberfläche desselben ist übersät mit kleinen schwarzen Körnchen, den Secrettropfen. Das Plasma besitzt eine sehr feine netzförmige Struktur. Einzelne Plasmafasern treten durch ihre starke Färbbarkeit besonders hervor. Auch in der Umgebung des Kernes ist das Plasma stark granuliert. Der große bläschenförmige Kern liegt im oberen Ende der Drüsenzelle. Das reichlich vorhandene Chromatin (*ch*) ist in Brocken von ansehnlicher Größe über das Kernnetz verteilt. Ein Nucleolus (*n*) von beträchtlicher Größe ist meist im centralen Teil des Kernes gelegen.

»Die äußere Lage des Drüsenpolsters wird gebildet von Zellen, welche ebenfalls schlauchförmig, jedoch an ihrem Ende kugelartig verbreitert sind.« Diese zweite Art von Drüsenzellen (Fig. 23) ist im allgemeinen etwas länger als die oben beschriebenen. Sie messen etwa 10—15 μ. Das »kugelig« oder besser gesagt birnförmig erweiterte Ende der Drüsenzellen besitzt einen Durchmesser von 3 μ. Diese Partie der Zellen enthält die Binnenkapsel (*vs*) und den Kern (*k*). Die Zelle verjüngt sich nach unten stark und sendet einen schlauchförmigen

Fortsatz aus, in dem der ausführende Kanal (*dc*) verläuft. Dieser Fortsatz geht allmählich in die Matrix des ausleitenden Kanals über; also auch hier ist anscheinend keine scharfe Trennung vorhanden zwischen der Drüse und den Hilfszellen, die mit der Bildung des ausleitenden Kanals betraut sind. Immerhin ist an diesen Drüsenzellen schon eine klarere Scheidung ausgeprägt zwischen dem vorwiegend secretorischen, birnförmig erweiterten Teil der Zelle und dem schlauchförmigen Fortsatz, der sich wohl kaum an der Secretion beteiligt und dessen Aufgabe wohl allein in der Bildung des Chitinrohres besteht. Diese Drüsen stellen also eine Übergangsform von den schlauchförmigen zu den typischen Hautdrüsen vor, bei denen eine scharfe Scheidung besteht zwischen der eigentlichen Drüsenzelle und den Hilfszellen, den nur schwach modifizierten Hypodermiszellen, deren einzige Funktion die Bildung des Chitinröhrchens ist.

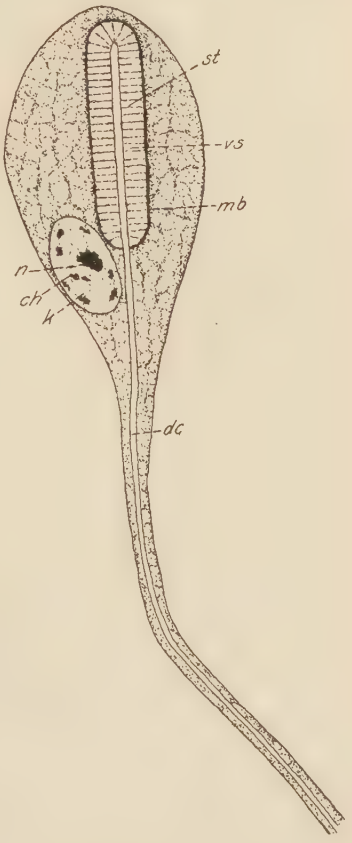


Fig. 23.

Längsschnitt durch eine Drüse der äußeren Lage der Drüsen des Scheidenrohres. Bezeichnung wie Fig. 20. Vergr. 1050.

Die Binnenkapsel (Fig. 23 *vs*) ist ein walzenförmiger, gerade gestreckter oder schwach gekrümmter Körper; sie ist kaum halb so lang, wie die der schlauchförmigen Drüsen, dagegen breiter und somit gedrungener als jene. Die Membran (*mb*) tritt auf Schnitten als dunkel gefärbte punktierte Linie scharf hervor. Die Plasmafäden (*st*), die von der Wandung an den Chitinkanal ziehen, sind kräftig entwickelt. Die Binnenkapsel zeigt also annähernd dieselben Strukturverhältnisse wie die einer gewöhnlichen Hautdrüse.

Auch in diesem Punkte zeigt sich der Übergangscharakter dieser Drüsenzellen. Der ausleitende Kanal (*dc*) kann nach dem Verlassen der Binnenkapsel einige Schleifen in der Zelle bilden, oder er wendet sich sofort, wie in Fig. 23 gezeichnet ist, seiner Mündung zu.

Der Kern (*k*) besitzt neben einem Nucleolus (*n*) von ansehnlicher Größe eine beträchtliche Menge von granuliertem Chromatin (*ch*). Das Plasma läßt eine feine netzförmige Struktur erkennen. In der Umgebung von Kern und Binnenkapsel ist es granuliert. In dem Plasma ist eine radiäre Strahlung nach der Wandung der Binnenkapsel hin nicht zu bemerken.

Die Secrettröpfchen sind sehr klein; sie liegen in dem Plasma zerstreut und heben sich kaum ab. Die dunkle Färbung der Wandung der Binnenblase wird vielleicht durch zahlreiche Secretkörnchen hervorgerufen, die ihr ein- oder aufgelagert sind. Die »Vacuolen wechselnder Größe, die mit einer schmutziggrauen Substanz erfüllt sind, welche jedenfalls als vorgebildetes Secret auzusehen ist,« waren an gut konservierten Drüsen nicht vorhanden.

In der Literatur findet sich die Beschreibung von ganz ähnlich gebauten Drüsen. Dierckx beobachtete bei verschiedenen Carabiden an den Membranen der Geschlechtsapparate Polster von einzelligen Hautdrüsen, die zwei Zellformen erkennen ließen; die einen waren spindelförmig, die andern kugelig bis keulig. Die letzteren hatten eine kleine, aber deutlich erkennbare Binnenblase, während die spindelförmigen Drüsen eine derartige Differenzierung vermissen ließen. Ihr Chitinkanal lag direkt in das Plasma eingebettet. Gilson, der diese Drüsen bei *Carabus catenulatus* untersucht hat, gibt an, daß in der Umgebung des Röhrchens eine radiäre strahlige Anordnung des Plasmas zu beobachten sei. Auch in der Zeichnung von Dierckx ist ein dichter Plasmasaum um das Rohr herum angedeutet. Vergleicht man mit diesen Angaben die obenstehende Beschreibung Demandts der schlauchförmigen Drüsen, so erkennt man, daß es sich hier um Drüsen handelt, die denen des Scheidenrohres von *Dytiscus* sehr ähnlich sind. Ich bin übrigens geneigt, anzunehmen, daß man an den spindelförmigen Drüsen von *Carabus* die Binnenblase bei geeigneter Konservierung und an günstigen Präparaten ganz ebenso wie bei *Dytiscus* wird feststellen können.

III. Die Komplexdrüsen.

Die Komplexdrüsen stellen einen bedeutend höher organisierten Typ dar als die Drüsenpakete. Die Weiterentwicklung der letzteren wird durch eine Vervollkommnung des feineren Baues der sezernierenden Elemente angebahnt; dazu kommt dann aber die Ausbildung eines sekundären Ausleitungskanals. Diese Neuerwerbung ermöglicht die Weiterentwicklung der zusammengesetzten Secretherde über die Drüsen-

pakete hinaus zu den Komplexdrüsen. Der sekundäre Ausleitungskanal ist eine Einsenkung der Körperwand von der Oberfläche aus ins Innere des Körpers nach den Drüsen hin. In diesen Kanal münden die feinen Chitinröhrchen der einzelnen Drüsenzellen.

Die Zahl der in den verschiedenen Familien der Insekten bekannt gewordenen Komplexdrüsen ist ebenso groß wie die Mannigfaltigkeit der beschriebenen Formen. Berlese unterscheidet die mehrzelligen Drüsen in »ghiandole pluricellulare semplice« und »ghiandole pluricellulare composte«. Eine Drüse gehört zu der zweiten Klasse, wenn jede secernierende Zelle, wie die Hautdrüsen von *Dytiscus*, einen chitinösen Ausführungsgang besitzt, der in einen sekundären Ausleitungskanal, eine Einstülpung der Körperwand, mündet. Haben die Drüsenzellen jedoch an Stelle der vielen einzelnen Chitinröhrchen nur einen einzigen chitinösen Ausführgang ausgeschieden, um den herum sie angeordnet sind, so gehören sie zur ersten Gruppe.

Die »ghiandole pluricellulare semplice« können jedoch ganz wie die »composte« sehr hoch entwickelte Formen aufweisen, wenn nämlich zu dem eigentlichen Drüsenabschnitt ein sekundärer Ausführungsgang hinzutritt.

Die bei *Dytiscus marginalis* vorkommenden Komplexdrüsen sind typische »ghiandole pluricellulare composte«, und zwar bilden sie einige interessante, von den Schemata Berleses abweichende Variationen dieses Drüsentyps, die in ihrer Verbreitung auf *Dytiscus* beschränkt sind und nur entfernte Beziehung zu den beschriebenen Drüsenformen aufweisen.

In die Gruppe der »ghiandole pluricellulare composte« gehörige Komplexdrüsen von geradezu schematisch einfachem Bau hat Hoffbauer bei einigen Coleopteren beschrieben. In den Elytren von Chrysomeliden fand er eine große Zahl von Drüsen, deren Mündungen in einer Reihe hintereinander am Randsaum der Elytren von der Flügelwurzel bis zur Spitze lagen. »Ein entweder einfach zapfenförmig gestalteter oder in kurze Äste sich gabelnder Sammelkanal von 0,1 mm Länge im Mittel ist in der unteren frei in das Flügellumen hineinragenden Strecke mit siebförmigen Durchbohrungen versehen, den Eintrittsstellen feiner chitiniger Kanäle, welche im Innern ebensovieler einzelliger flaschenförmig gestalteter Drüsen verlaufen. Die Drüsenzelle sitzt mit ihrer äußeren Wandung unmittelbar der Matrix, welche die Wandung des Sammelkanals bekleidet, an.«

Da beide Teile einer Komplexdrüse, der secretorische Abschnitt und der Ausleitungskanal, unabhängig voneinander eine geringere

oder weitergehende Vervollkommnung ihrer Organisation erfahren können, so ist die Möglichkeit für das Auftreten verschiedener Formen von Komplexdrüsen gegeben. Bei *Dytiscus marginalis* treffen wir drei Formen an, die Schreckdrüsen, die pseudoacinösen Drüsen und die Pygidialdrüsen.

a. Die Schreckdrüsen.

Die Schreckdrüsen unterscheiden sich in Bau und vor allem in ihrer physiologischen Bedeutung von den übrigen Komplexdrüsen des *Dytiscus marginalis*. Eine Untersuchung dieser im Prothorax gelegenen Drüsen ist von H. Blunck gegeben worden. Sie macht ein nochmaliges Eingehen auf die anatomischen Verhältnisse dieses Organs unnötig. Da aber im folgenden eine die Histologie betreffende Erweiterung dieser Beschreibung gegeben werden soll, so ist es vielleicht von Vorteil, wenn an Hand der Blunckschen Arbeit die anatomischen Verhältnisse hier noch einmal skizziert werden.

1. Bau der Schreckdrüsen.

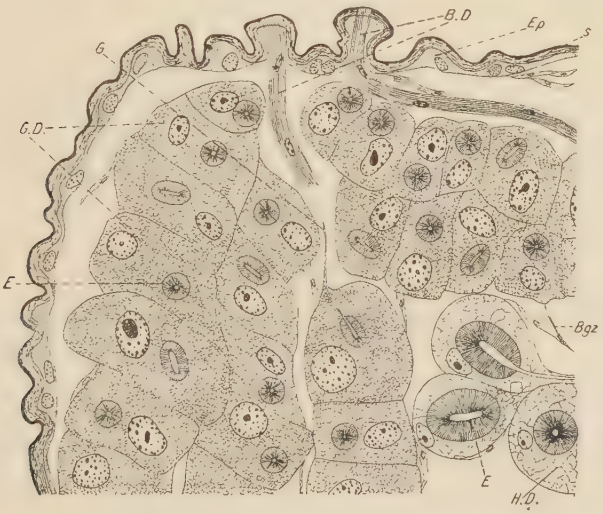
»Am Vorderrand des Prothorax liegt unmittelbar unter der Rückenhaut, zum größten Teil unter dem nach unten und rückwärts in scharfem Winkel eingeschlagenen Notumrande versteckt, jederseits . . . ein im Corpus adiposum eingebetteter . . . Drüsenkomplex . . . Dieser zerfällt in einen secretorischen Teil und eine Sammelblase.« »Die Sammelblase erscheint in gefülltem Zustand als ein querübergestreckter etwa bohnenförmiger, 3,5 mm langer und 1,4 mm breiter Sack.« Die Säcke »münden direkt«, also ohne abgesetzten Ausführungsgang, auf ihrer Breitseite an den kleinen zahnartigen Vorsprüngen (*z*) des eingeschlagenen Notumrandes in einem schmalen Spalt nach außen (Kop. 3, Fig. 2, Blunck). »Die Wandung des Sammelbehälters besteht aus einem einschichtigen Epithel, das in die Körperhypodermis übergeht und wie diese die Cuticula, eine chitinöse Intima abgeschieden hat (Kop. 4, Fig. 7, Blunck *s*). Diese ist unregelmäßig, längs und quer gefaltet und auf der dem Kopf abgewandten Seite etwas dicker als in den der Sackmündung genäherten Partien. Bei älteren Käfern sind die Epithelzellen bis auf ihre Kerne rückgebildet. Die Histologie des Reservoirs legt nahe, dieses als eine Falte der Hypodermis und der Cuticula aufzufassen.«

»Die secretorischen Elemente . . . bestehen aus großen Drüsenzellen, die sich mehr oder weniger zahlreich zu Komplexen von wechselnder Größe zusammenschließen und der Wandung des Sammel-

behälters aufliegen (Kop. 3 *Dr*). Die Zellhaufen stehen untereinander nicht in Verbindung, schließen sich aber auf der dem Notum zugekehrten

Kopie 3.

Rechte Komplexdrüse, bei *Z* am ungeschlagenen Notumrand *x* mündend. *Dr*, die secretorischen Elemente, welche dem Reservoir *R* aufliegen. Vergrößerung 20 : 1. H. Blunck, Die Schreckdrüsen des *Dytiscus* und ihr Secret. 1. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. S. 498. Fig. 2. 1912.



Kopie 4.

Kleiner Abschnitt der Sackwand *s* mit ihren Drüsenzellen. *HD*, einzellige Hautdrüsen; *E*, Binnenblase; *Ep*, Epithel der Sammelblase; *G*, Ausführgang; *GD*, die secretorischen Elemente der Komplexdrüse; *Bd*, Kanalbündel; *Bgz*, Begleitzellen; *s*, Lumen der Sammelblase. Vergr. 350 : 1. H. Blunck, Die Schreckdrüsen des *Dytiscus* und ihr Secret. 1. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912. S. 503. Fig. 7.

Reservoirhälfte so dicht zusammen, daß sie die Sackwandung zum großen Teil verdecken.« »Ihre Ausführungsgänge vereinigen sich zu

mehr oder minder starken Bündeln, in denen die Elemente getrennt und parallel nebeneinander herlaufen (Kop. 4, *Bd*). Diese Drüsenkanalbündel sind von einer zelligen Hülle mit wenigen langgestreckten Kernen umkleidet« (Kop. 4 *Bd*).

Der sekundäre Ausleitungsgang, die Einstülpung der Körperdecke, ist also an diesen Drüsen zu einer geräumigen Sammelblase entwickelt. Ein besonderer von Blunck aufgefundener Muskel »musculus apertor glandulae prothoracis« öffnet durch seine Kontraktion die Mündungsstelle derselben und übt gleichzeitig einen Druck auf das Reservoir aus, so daß der Austritt von Flüssigkeit erfolgt. Dieser hohen Entwicklung des sekundären Ausleitungskanals steht eine verhältnismäßig primitive Organisation des secretorischen Teiles dieser Drüsen gegenüber. Derselbe besteht aus Paketen von Drüsen, die nach ihrer äußeren Form dem zweiten Typ der Drüsenpakete zuzurechnen wären. Immerhin hat aber auch dieser Abschnitt eine weitere Entwicklung über die Drüsenpakete hinaus erfahren. Diese Drüsenkomplexe vereinigen nämlich alle drei den Fortschritt der Organisation eines zusammengesetzten Secretherdes bedingenden Momente in einem Drüsenpaket. Jedes Drüsenbündel stellt also einen von einer Membrana propria umhüllten festgefügten Haufen einzelliger Hautdrüsen dar. Die ausleitenden Kanäle vereinigen sich zu Bündeln und durchsetzen die Wandung der Sammelblase in einem Cribellum. Schließlich haben alle Zellen dieser Drüsenhaufen eine charakteristische Modifikation ihrer histologischen Struktur erfahren.

Ähnliche Drüsenformen sind häufig in andern Gruppen beschrieben worden. So besitzen z. B. die Drüsen der Mandibeln von *Myrmica rubra* nach Janet einen Bau, der nur insofern von dem der Schreckdrüsen abweicht, als der secretorische Abschnitt nur aus einem Drüsenpaket besteht. Der Stinkapparat von *Lacon murinus*, einem Coleopter, besteht aus zwei kurzen, hornförmig gekrümmten durchscheinenden Schläuchen, die im letzten sichtbaren Abdominalsegment liegen. Am Grunde dieser ausstülpbaren Säcke münden die gruppenweise vereinigten langen, vielfach verschlungenen Ausführungsgänge von kugeligen Drüsenzellen.

Auch die lebhaft gefärbten Warzen, welche Vertreter der Gattung *Malachius* »auf den Seiten des Pro- und Mesothorax und der Mitte des Abdomens« hervortreten lassen, weisen insofern eine Beziehung zu den Schreckdrüsen auf, als sie in der Ruhelage in das Innere des Körpers eingestülpt sind. Ihre Wandung ist durchbrochen von den

ausleitenden Chitinröhren zahlreicher einzelliger Hautdrüsen. Die Kanälchen vereinigen sich jedoch nicht zu Bündeln.

Die Histologie der secretorischen Elemente stimmt bei allen Komplexdrüsen überein. Eingehender mögen diese Verhältnisse an den Schreckdrüsen untersucht werden, doch sei gleich hier bemerkt, daß die folgenden Ausführungen auch für die übrigen Komplexdrüsen gelten.

2. Histologie der Prothoraxdrüsen.

Im allgemeinen wird eine Drüsenzelle in verschiedenen Secretionsstadien verschiedenes Aussehen zeigen. Will man die an der Drüse parallel zur Secretion vorgehenden Veränderungen untersuchen, so empfiehlt es sich, diese Studien an einem Objekt vorzunehmen, das in lebhafter Secretion begriffen ist. Die Schreckdrüsen eignen sich besonders für die Untersuchung der Histologie, weil man dieselben vermöge ihrer Größe und ihrer Lage dicht unter dem Pronotum leicht aus dem Körper herauspräparieren und schnell konservieren kann. Dazu kommt noch der glückliche Umstand, daß die Drüse experimenteller Beeinflussung zugänglich ist.

Um möglichst verschiedenartige Secretionsstadien zu erhalten, wurde folgendermaßen verfahren. Eine Reihe frisch gefangener Käfer, deren Drüsenreservoire mit Secret angefüllt waren, wurden solange gereizt, bis sie ihr Secret möglichst vollständig abgegeben hatten. Sie wurden am Thorax ergriffen und mit der dorsalen Schädelseite auf die Tischplatte aufgestoßen. Dabei wird der Kopf stark auf die Ventralseite gebogen; infolgedessen wird die Nackenhaut stark gespannt, und es öffnet sich der »spaltenförmige Excretionsporus des Reservoirs«, der »für gewöhnlich dank der Elastizität des ihn verdeckenden Chitins zugeklemmt wird«. Das Secret der Drüse tritt in mehreren großen Tropfen aus. In gefülltem Zustand schimmert das Reservoir infolge seines bläulich-milchigen Inhaltes durch das Pronotum durch; nach der Entleerung ist die Drüse nicht mehr zu erkennen. Die so behandelten Käfer wurden in ein Aquarium gesetzt und gut gefüttert.

Durch diese Abzapfung des Secrets aus dem Reservoir wird nicht direkt auf den eigentlichen Secretionsherd, die Drüsenbündel, eingewirkt. Aber man kann sich vorstellen, daß der Käfer bestrebt sein wird, durch gesteigerte Tätigkeit seiner Drüsen das Reservoir wieder zu füllen, und so das Verteidigungsorgan wieder in funktionsfähigen Zustand zu versetzen. Und in der Tat ist nach etwa 20 Tagen, wie Blunck fand, schon wieder so viel Secret gebildet, daß man dem Käfer

aufs neue einige Tropfen Secret abzapfen kann. Die Drüsen wurden 2, 4, 6, 8 usw. Tage nach der Reizung konserviert; auf diesem Wege wurden die verschiedenen Secretionsstadien erhalten.

Auch an Schnittbildern kann man einen Einfluß des experimentellen Eingriffes auf die Secretion der Drüse nachweisen. Während ein Schnitt durch eine ungereizte Prothoraxdrüse in benachbarten Zellen die verschiedensten Secretionsstadien erkennen läßt, zeigen die Schnitte durch gereizte Drüsen ein sehr einförmiges Bild. Fast alle Elemente eines Schnittes befinden sich anscheinend auf demselben Secretionsstadium. Diese Erscheinung erklärt sich so, daß die Zellen, welche in Secretion begriffen sind, durch die Reizung indirekt angeregt werden, ihr Secret schneller als gewöhnlich abzugeben, um dann von neuem mit der Secretbildung zu beginnen. Auch jene Zellen, die im Moment der Reizung im Ruhezustand waren, nehmen die Secretion wieder auf. So wird erreicht, daß einige Tage nach der Reizung fast alle Zellen einer Drüse annähernd auf demselben Secretionsstadium sind. Selbstverständlich finden sich dazwischen auch Zellen, die davon eine Ausnahme machen. Diese Zellen waren im Augenblick der Reizung schon in einem mittleren Secretionsstadium begriffen. Sie machen unabhängig von ihren Nachbarn ihre Secretionsperiode zu Ende durch. Es scheint sich hier eine Möglichkeit zu bieten, die ungefähre Dauer einer Secretionsperiode der Drüsenzelle, die also alle Phasen der Secretion umfaßt, zu ermitteln. Meine darauf gerichteten Untersuchungen gaben leider keine eindeutigen Ergebnisse.

In der Arbeit Bluncks werden die histologischen Verhältnisse der Drüse folgendermaßen beschrieben. »Jede Drüsenzelle zeigt im wesentlichen dieselbe so überaus charakteristische histologische Struktur, wie sie den einzelligen Hautdrüsen zugrunde liegt. Die Gestalt der Zellen wechselt. Die wenigen isoliert liegenden nehmen Ellipsoid- oder Kugelform an, während bei allen übrigen sich die Wände durch den Druck der Nachbarzellen abplatten.« »Jede Zelle besitzt außer dem großen Kern mit einem am frischen Material sehr deutlich zu erkennenden Nucleolus in dem sehr reichlichen Protoplasma noch eine eigenartige intracelluläre Differenzierung, die ich als Binnenblase bezeichnen möchte. Sie erscheint als ein ellipsoides, stark lichtbrechendes Gebilde mit dicker, radiär gestreifter Wandung und einem von einer chitinösen Pellicula begrenzten engen Lumen, das in einen, die Zelle verlassenden, ebenfalls chitinösen Kanal übergeht.«

Auch die specifischen Modifikationen, durch welche sich diese Zellen von den einzelligen Hautdrüsen unterscheiden, hat Blunck

richtig erkannt. »Sie unterscheiden sich von ihnen aber dadurch, daß ihre Kerne verhältnismäßig größer sind, der plasmatische Teil der Zelle an Masse mehr hervortritt und eine dichtere Struktur zeigt, daß der ellipsoide Körper bedeutend kleiner ist und eine radiäre Streifung nicht so klar erkennen läßt.«

In dem Kapitel »einzellige Hautdrüsen« war eine Reihe von Literaturangaben zusammengetragen worden, welche den Bau der secretorischen Elemente betreffen. In diesem Abschnitt sollen die Ausführungen, welche die Secretion der Drüsenzellen zum Gegenstand haben, mehr in den Vordergrund treten. Von vornherein muß da bemerkt werden, daß die Secretionsvorgänge in den Drüsen der Insekten nicht so eingehend untersucht worden sind wie jene bei Wirbeltieren. Wohl liegen eine Reihe von Arbeiten vor, welche die Veränderungen der Drüsenzellen während ihrer Funktion genau verfolgen. Es seien da nur die eingehenden Untersuchungen der Häutungsdrüsen von *Bombyx mori* und andern Formen durch Verson, Plotnikow und Schulze erwähnt; oder um einige Untersuchungen an Komplexdrüsen zu nennen Fauré-Fremiet: Etude des Glandes labiales des Hydrocorises, sowie Bordas: Glandes céphaliques des Chenilles de Lépidoptères und schließlich Elmassian: Sur les glandes salivaires chez quelques espèces de Tiques.

Diese Arbeiten beschreiben aber alle Verhältnisse, die sich von den hier in Frage stehenden so weit unterscheiden, daß eine Heranziehung dieser Angaben zum Vergleich nur in sehr geringem Maße angängig ist. Die erwähnten Arbeiten beschäftigen sich mit Drüsenformen, die keine Binnenblase besitzen. Das Vorhandensein dieses intracellulären Ausführungsganges gibt den Secretionsvorgängen unsrer Drüsen aber gerade ihr charakteristisches Gepräge. Eine neuere Arbeit, die sich eingehend mit diesen Verhältnissen bei den Coleopteren beschäftigt, ist mir nicht bekannt geworden. Es bleiben also nur die kurzen, gelegentlichen Bemerkungen bezüglich der Secretion, die sich in den schon oben häufiger zitierten Arbeiten anatomisch-histologischen Charakters vorfinden.

Die ovalen bis kugeligen Drüsenzellen besitzen eine Größe von 40—50 μ. Die verschiedenen Formen der Zellen in Fig. 24—29 kommen dadurch zustande, daß sich die benachbarten Zellen eines Paketes gegeneinander abplatten. Die einzelnen Elemente eines Drüsenpaketes sind durch Zellgrenzen voneinander abgeschieden. Das Plasma ist wabig netzförmig gebaut. Die Knotenpunkte des Netzwerkes sind stark verdickt, so daß eventuell das Plasma eher granuliert als wabig

aussieht. Dieses Verhalten ist hauptsächlich zu Beginn einer Secretionsperiode zu beobachten. Fig. 24 gibt eine Zelle, die sich zur Secretbildung anschickt; ihr Plasma ist sehr dicht und grob granuliert. Im weiteren Verlauf der Secretion tritt die Granulation mehr zurück und die Netzstruktur kommt besser zum Ausdruck (Fig. 28).

Krüger bemerkt über das Plasma der Drüsenzellen von *Claviger testaceus*, daß es »bei manchen Tieren gleichmäßig fein granuliert ist, bei andern enthält es kleine lichte Bläschen, die zuweilen so massen-

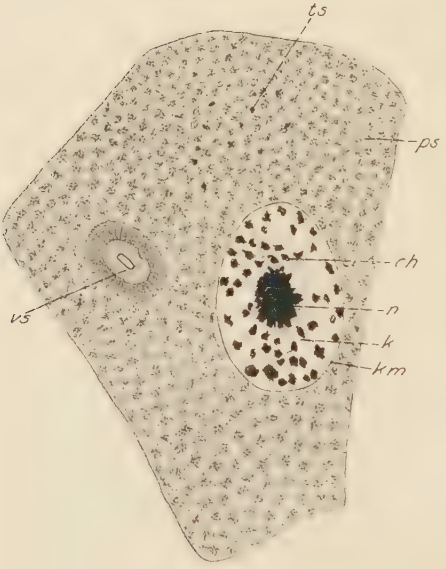


Fig. 24.

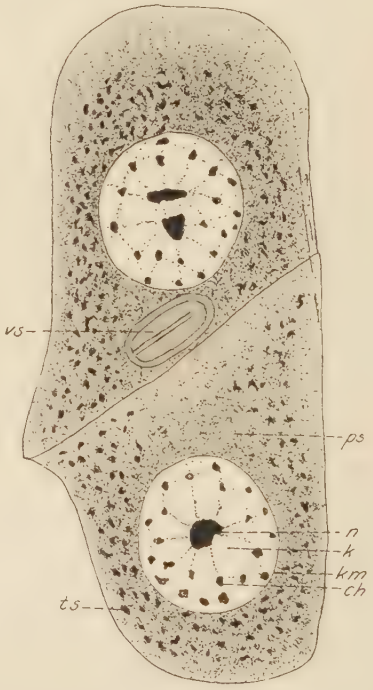


Fig. 25.

Schnitte durch Zellen der Schreckdrüse. *ch*, Chromatin; *k*, Kern; *km*, Kernmembran; *n*, Nucleolus; *ps*, Plasma; *ts*, Secret; *vs*, Binnenblase. Fig. 24, Vergr. 1300. Fig. 25, Vergr. 1120.

haft auftreten, daß das körnige Protoplasma die Zelle nur noch in Form feiner Stränge durchzieht« (ausgesprochene netzförmige Plasmastruktur). »In allen diesen verschiedenen Zuständen, die offenbar Stadien der Secretion bedeuten« usw. Gelegentlich ist um den Kern und um die Binnenkapsel herum das Plasma dichter als an der Peripherie der Zelle (Fig. 25 u. 27).

In dem Plasma fallen stark tingierte Körnchen, die Secrettröpfchen (*ts*), auf. Ihre Bildung erfolgt anscheinend in den verdickten

Knotenpunkten des Wabenwerks des Plasmas. Jedenfalls ist während der Secretbildung das Plasma auffallend granuliert (Fig. 24, oberer Teil der Zelle). Dafür sprechen auch folgende Bemerkungen Wasmanns: »Das Protoplasma des Zelleibes zeigt eine mehr oder minder dichte zartmaschige Netzstruktur, an der feine Granula aufgereiht sind und die bis zu einer äußerst dichten und feinen Granulierung des ganzen Zelleibes übergehen kann.« (Drüsenzelle von *Chaetopristhes*) und an andrer Stelle: »Die Granula sind an den Wänden und Berührungspunkten der Alveolen (Waben des Plasmas) verteilt.«

Das Secret erscheint zunächst in Form kleiner mit Heidenhainschem Hämatoxylin tiefschwarz gefärbter Körnchen, die allmählich an Zahl und Größe zunehmen. Sie wachsen zu kugeligen, komma- bis bandförmigen schwach gekrümmten Gebilden heran (Fig. 26 u. 27). Die Secretkörnchen reifen also heran. Ob ihre Entstehung vornehmlich in der Umgebung des Kernes, unter seiner Mitwirkung erfolgt, konnte ich nicht feststellen. Für diese durch die Korscheltschen Untersuchungen sehr wahrscheinlich gemachte Auffassung spricht der Umstand, daß auf einem jungen Stadium, wo die Bildung des Secretes im vollen Gange war, die Secrettröpfchen in einem girlandenförmigen Strang dicht um den Kern herum angeordnet waren (Fig. 25). Eine Abgabe von geformter Kernsubstanz an das Zellplasma zum Zweck der Secretbildung, wie sie jüngst Elmassian (1910) in den Speicheldrüsen einiger *Ixodes*-Arten beschrieben hat, scheint bei *Dytiscus* nicht vorzukommen.

Auf einem älteren Secretionsstadium geben die Körnchen ihre Anordnung um den Kern herum auf und gruppieren sich um die Binnenkapsel (Fig. 26). Es können dann die peripheren Bezirke der Zelle schon ganz secretfrei sein, während in der Umgebung der Binnenkapsel reichlich Secret vorhanden ist (Fig. 27). Auch Dierckx beschreibt in den Pygidialdrüsen eine reichliche Anhäufung der gelben Secrettröpfchen um die Binnenkapsel herum. Dieses Verhalten des Secrets spricht dafür, daß es auf irgendeine Weise von den peripheren Partien der Zellen zur Binnenkapsel gelangt. Unklar ist, ob die Tröpfchen dahin fließen, oder vom Plasma transportiert werden. Das weitere Schicksal des Secretes wird weiter unten erörtert werden.

Der bläschenförmige Kern (*k*) besitzt ansehnliche Größe; er ist kugelig bis eiförmig und von einer Membran (*km*) umgeben. Sein Aussehen ändert sich im Verlauf der Secretion. Man gewinnt den Eindruck, als ob zu Beginn einer Secretionsperiode von dem großen gezackten unregelmäßig geformten Nucleolus (*n*) körnige Teile sich

ablösen und in den Kern einwandern. In Fig. 24 sind solche Chromatinteile im Begriff, auf den Fäden des Reticulums vom Nucleolus an die Peripherie des Kernes zu wandern. Das Chromatin (*ch*) erfüllt alsdann den Kern als eine granuläre spongiöse Masse. Diese Form des Kernes deutet auf eine lebhafte Tätigkeit der Zelle, weil durch eine derartige Verteilung die wirksame Oberfläche des Chromatins vergrößert, das Chromatin also aktiviert wird. Dieses spongiöse Chromatin verschwindet im Verlauf der Secretion; in den Schlußphasen

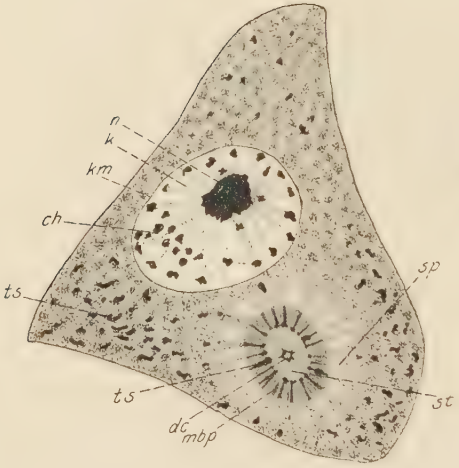


Fig. 26.

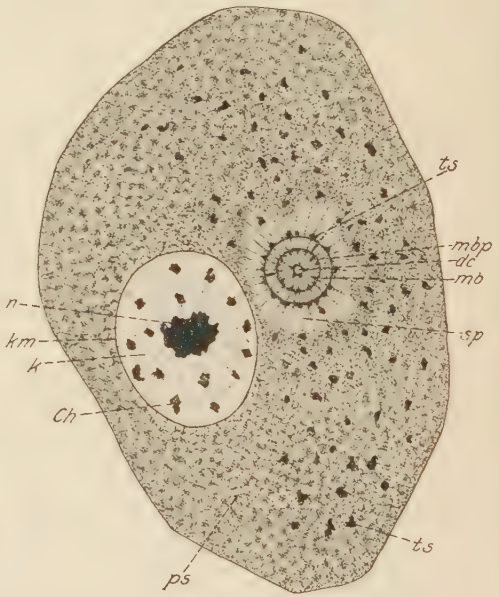


Fig. 27.

Schnitte durch Zellen der Schreckdrüse. *ch*, Chromatin; *dc*, Chitinröhrchen; *k*, Kern; k^1, Kern der Matrix des Röhrchens; *km*, Kernmembran; *mbp*, Durchbohrung der *mb* Wandung der Binnenblase; *n*, Nucleolus; p^1, Plasma der Matrix des Röhrchens; *ps*, Plasma; *sp*, Plasmastrahlung um die Binnenblase herum; *st*, Plasmafäden in der Binnenblase; *vs*, Binnenblase. Fig. 26, Vergr. 1600. Fig. 27. Vergr. 1300.

besitzt der Kern nur noch den Nucleolus und wenige Chromatinkörnchen (Fig. 28 u. 27).

Ein sehr ähnliches Verhalten der Kerne im Verlaufe der Secretion beschreibt Elmassian für die Speicheldrüsen einiger *Ixodes*. Die Secretionsperiode dieser Drüsen beginnt mit einer Vermehrung des Chromatins vom Nucleolus aus, indem dieser heranwächst und durch Teilung Chromatinelemente in den Kern schickt, die dann allerdings bei diesem Objekt aus dem Kern in das Zellplasma auswandern. Am Ende einer

Secretionsperiode enthält der Kern nur noch den Nucleolus und wenig körnchenförmiges Chromatin.

Die Binnenkapsel (*vs*) ist kleiner als die einer einzelligen Hautdrüse. Ein Vergleich der Fig. 19 und 26, die bei gleicher Vergrößerung gezeichnet sind, läßt diesen Unterschied erkennen. Auch die Länge der Binnenkapsel ist geringer als die in den einzelligen Hautdrüsen. Wie schon oben angeführt wurde, hat auch Blunck diese Verschiedenheit der Größe der Binnenblase der beiden Drüsenarten bemerkt und in

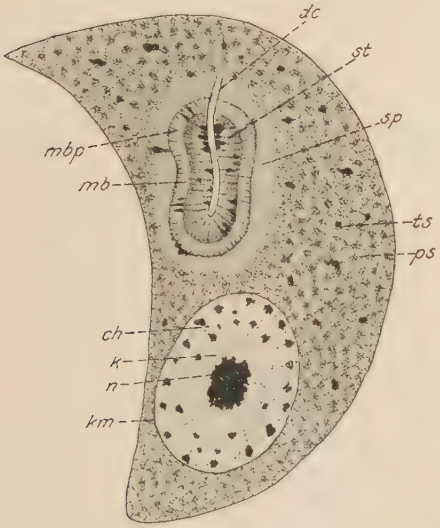


Fig. 28.

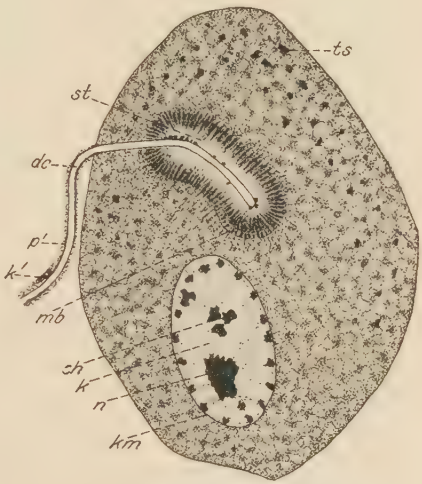


Fig. 29.

Schnitte durch Zellen der Schreckdrüse. Buchstabenbezeichnung s. Fig. 26 und 27. Fig. 28, Vergr. 1450. Fig. 29, Vergr. 1450.

seiner Figur 7 (Kop. 4) angedeutet. Es muß jedoch bemerkt werden, daß die Größenverhältnisse des ausleitenden Apparates nicht absolut feststehende sind, sondern daß, wie ja auch die Fig. 26—29 zeigen, geringe Schwankungen der Größe in benachbarten Zellen einer Drüse und mehr noch bei verschiedenen Individuen möglich sind.

Die Binnenblase umhüllt das obere Ende des ausleitenden Röhrchens nur auf ein kurzes Stück. Der Chitinkanal (*dc*) läßt eine flaschenförmige Erweiterung seines oberen Endes, mit dem er in der Binnenblase steckt, vermissen. Die Kapsel besitzt bei diesen Drüsen eine sehr starke Wandung (*mb*, Fig. 26 u. 27). Die Membran ist auf Schnitten durch eine innere und äußere scharfe Kontur begrenzt. In Fig. 27 sind diese Konturen etwas schematisch stark betont; man kann jedoch

an günstigen Schnitten zuweilen ebenso starke Grenzlinien der Wandung finden. Die Membran besteht aus einem homogenen, modifizierten Plasma, in dem keine rechte Struktur zu erkennen ist. In Fig.26 ist eine ganz schwache radiäre Streifung in der Grundsubstanz der Membran angedeutet. Die Wandung färbt sich im allgemeinen dunkler als das Zellplasma. Sie hat die Funktion, das Zellplasma gegen den Hohlraum der Blase abzuschließen.

In der Binnenkapsel werden andre Spannungsverhältnisse herrschen als im Plasma der Zelle; die Membran verhindert den Ausgleich dieser Spannung gegen den übrigen Zellinhalt, indem sie dabei wie eine Vacuolenwand, ein Tonoplast, wirkt. An diese Funktion ist die Wandung angepaßt, indem sie aus einer verdichteten membranartig gewordenen Plasmaschicht besteht, deren Netz- oder Wabenstruktur außerordentlich fein ist, so daß sie fast vollständig homogen erscheint. Somit dürfte die Membran zwar plasmatischer Natur sein, aber sie besteht aus einem modifizierten Plasma, das an eine bestimmte Funktion angepaßt ist; sie ist ein alloplasmatisches Organ. Auf die Funktion der Wandung werde ich weiter unten noch einmal zurückkommen.

Die Membran besitzt sehr feine Durchbohrungen (*mbp*), welche vertical zur Oberfläche der Blase stehen. Diese Öffnungen sind schwach trichterförmig, so daß ihr Durchmesser in der Außenseite der Wandung etwas größer als an der Innenseite ist. In Fig. 28 sind die Durchbohrungen (*mbp*) als feine Linien dargestellt, die an der Außenseite mit einer schwachen Verbreiterung auf der Grenzlinie aufsetzen und sich nach innen verjüngen. Diese Linien entsprechen den von Dierckx beschriebenen stark tingierten Punkten in der Wandung der Binnenkapsel der Pygidialdrüse sowie denselben Gebilden, die in den einzelligen Hautdrüsen weiter oben erwähnt wurden.

In der Umgebung der Binnenkapsel bildet das Zellplasma einen Hof von hellerem Plasma, der sich gelegentlich gegen den dichteren Zelleib scharf absetzt (Fig. 27). Diese Erscheinung beschreibt auch Wasmann an den Drüsen der Fühler von *Paussus cucullatus*: »das Protoplasma der Zelle ist sehr fein netzförmig granuliert, in der Umgebung des Bläschens oft einen hellen oder feingestreiften Hof bildend«.

Die Grenze zwischen Hof und Zelleib ist ungefähr parallel zur Oberfläche der Blase (Fig. 26 u. 28), kann aber auch eine unregelmäßig ausgebuchtete Grenzlinie gegen das Protoplasma zeigen (Fig. 27). Von dem dichten Zellplasma gehen Strahlen aus, Fig. 26 *sp* die sich nach der Binnenblase zu verjüngen und die Membran in den Poren

durchsetzen, um dann in der Blase bis an die Wandung des Chitinröhrchens zu ziehen.

Es seien hier einige Sätze der sehr klaren Gilsonschen Beschreibung der Drüsenzelle des Stinkapparates von *Blaps mortisaga* zum Vergleich wiedergegeben: »Die radiären Plasmastreifen in der Umgebung der Binnenblase inserieren an der Wandung der Kapsel. Il y a plus; ces trabécules ne font pas que s'insérer sur la membrane de la vésicule, elles la traversent et se continuent avec les rayons internes. Ceux-ci ne sont donc que les trabécules radiales du cytoplasme, qui, fortifiées et régularisées, se poursuivent à travers la membrane de la vésicule jusqu'à la paroi de l'ampoule centrale.«

Der letzte Abschnitt der Fasern (*st*), der in der Binnenkapsel verläuft, ist im Vergleich zu dem der einzelligen Hautdrüsen sehr zart. Da die Poren der Membran von den feinen Plasmafäden erfüllt sind, heben sie sich auf Schnitten als dunkle Striche von der Grundsubstanz der Wandung ab (Fig. 27 *mbp*). Die Anfänge der Strahlen (*sp*), die vom dichten Zellplasma aus durch den hellen Hof zur Wandung der Binnenkapsel ziehen, lassen ihre plasmatische Natur deutlich erkennen; sie färben sich dunkler als das Plasma des hellen Hofes. Die Binnenkapsel erscheint infolgedessen wie eine Sonne von einem Strahlenmantel umhüllt (Fig. 26).

Das ausleitende Chitinröhrchen (*dc*) verläßt nach seinem Austritt aus der Binnenkapsel (*vs*) die Drüsenzelle sehr bald, ohne die Schleifen und Schlingen zu bilden, die bei Hautdrüsen so häufig zu beobachten sind. Die Wandung des Röhrchens ist nicht besonders stark, seine lichte Weite kaum größer als die einer gewöhnlichen Hautdrüse. Nach dem Verlassen der Zelle ist das Röhrchen von einem feinen Plasmasaum (*p'*), seiner Matrix, bedeckt, in dem in weitem Abstand kleine länglich-ovale Kerne liegen (Fig. 29 *k'*).

Das Aussehen der Binnenkapsel ist in den verschiedenen Secretionsstadien ein sehr wechselndes. In Zellen mit beginnender Secretbildung sind die Bauverhältnisse der Binnenblase nicht gut zu erkennen. Dieselbe liegt unmittelbar dem dichten Zellplasma eingebettet; ein heller Plasmasaum fehlt (Fig. 24 u. 25). Erst mit dem Beginn der Secretausleitung tritt in der Umgebung der Binnenkapsel die strahlige Anordnung des Plasmas auf. Schon oben war gesagt worden, daß die Secrettröpfchen nach ihrer Reife eine Gruppierung um die Binnenkapsel herum erkennen lassen. Die Secretkörnchen wandern nun entweder aktiv oder passiv auf den Plasmastrahlen nach der Wandung der Binnenkapsel. Fig. 26—28 zeigen

solche Körnchen auf dem Wege zur Kapsel. Die Secrettröpfchen passieren die Wandung in den Poren, indem sie auch hier entlang den feinen Plasmafäden vorrücken. Dieser Durchtritt durch die Membran scheint einige Schwierigkeit zu bieten und Zeit zu beanspruchen; jedenfalls sieht man sehr oft die Secretkörnchen an der Außenseite der Membran liegen (Fig. 27). Diese Secrettröpfchen werden wohl einen großen Teil jener tiefschwarz gefärbten punktförmigen Verdikkungen ausmachen, die man auf Schnitten durch einzellige Hautdrüsen in der Wandung der Binnenblase erkennt. Das Secret (*ts*) erfüllt in Fig. 26 eine große Zahl der Membranporen (*mbp*). Es scheint fast, als ob die Membran elastisch wäre, weil in den Poren an manchen Stellen des dünnen Secretfadens kleine kugelige oder kolbenförmige Verdickungen auftreten (Fig. 26). Diese Formen können aber auch durch die Konservierung hervorgerufen sein; ursprünglich ist ja das Secret flüssig und erst bei der Fixierung wird es in Körnchenform ausgefällt.

Nach dem Durchtritt durch die Membran sammelt sich das Secret auf der Innenseite der Wandung wieder zu Tropfen an und wandert entlang den Plasmastrahlen zum Chitinröhrchen. In Fig. 28 ist dieses Verhalten des Secretes dargestellt. An der chitinösen Wandung des ausleitenden Kanals (*dc*) sammelt sich das Secret zu großen ellipsoidischen Tropfen, die zunächst noch auf den Plasmafäden liegen, die aber gelegentlich die Wandung des Röhrchens dicht umhüllen und dabei zu einer granulären Masse zusammenfließen. An der Wandung des Kanals konnte ich weder eine Struktur noch eine Durchbohrung erkennen. Da aber zwischen den allerfeinsten Strukturelementen des Chitins, gleichgültig ob man ihm wabigen oder fibrillären Bau zuschreibt, immer kleine Zwischenräume vorhanden sind, so kann man sich den Durchtritt des Secrets durch die Wandung dennoch erklären, obwohl keine Durchbohrungen sichtbar sind. Das Secret wird auf dem Wege der Osmose durch das Chitin hindurch diffundieren. Vermutlich dürfte die Binnenblase von einer farblosen Flüssigkeit erfüllt sein. Jedenfalls werden in der Blase bestimmte Konzentrations- oder Spannungsverhältnisse herrschen, welche das Hindurchdiffundieren des Secrets bewirken oder begünstigen. Die Wandung der Binnenkapsel sorgt dafür, daß sich diese Spannungsverhältnisse nicht gegen die Zelle hin ausgleichen.

Die Ansicht aller Autoren, die sich mit Drüsenzellen von ähnlichem Bau beschäftigt haben, geht übereinstimmend dahin, daß die Binnenblase mit ihrem Chitinröhrchen der ausleitende Apparat der

Zelle ist, dem die Aufgabe zufällt, das Secret aus der Zelle heraus an die Körperoberfläche zu schaffen. Einige charakteristische und leicht zu beobachtende Phasen der Secretausleitung sind schon mehrfach beschrieben worden. So liegen eine ganze Reihe von Angaben vor, die über eine besonders dichte Anhäufung der Secretkörnchen oder Tröpfchen in der Umgebung der Binnenblase berichten, z. B. Dierckx in den Pygidialdrüsen von *Dytiscus*. Aus den Zeichnungen von Gilson geht klar hervor, daß er diese Erscheinung bei *Blaps* beobachtet hat.

Ferner ist das Secret häufig im Innern der Binnenblase gesehen worden. So schreibt Gilson, daß die Flüssigkeit, welche die Binnenblase erfüllt, häufig kleine Körnchen enthalte, die immer um die Ampulle herum angehäuft sind und den Kanal verdecken können. Dierckx beobachtete in den Zellen der »Glande-annexe« der Pygidialdrüsen von *Carabus* um das Chitinröhrchen herum eine Anhäufung von Tropfen einer fettähnlichen Substanz, die in der Flüssigkeit, welche die Binnenblase erfüllt, unlöslich sind. Die feinen Plasmafäden, die nach Wasmann in der Blase der Myrmecophilendrüse I des *Claviger testaceus* von der Wandung zum ausleitenden Chitinröhrchen verlaufen, hält Krüger für Secretsträrge; er deutet wenigstens die Möglichkeit an, daß jene Struktur (Plasmafäden) von dem im Bläschen geronnenen Secret vorgetäuscht sein könne.

Über den Durchtritt des Secrets durch die Wandung der Kapsel schreibt Hoffbauer bei *Lina populi*: »die Entleerung des flüssigen Secrets wird durch Transfusion erfolgen«, da »die Wandung des Bläschens keine Durchbohrung besitzt«. Bei *Dytiscus* sind aber deutlich Öffnungen in der Membran zu erkennen: das Secret kann also sehr wohl die Wandung in Tropfenform passieren, wohl aber müssen bei einer Erklärung des Durchtritts des Secrets durch die Wandung des Chitinröhrchens molekulare Vorgänge zu Hilfe genommen werden.

In diesem Sinne äußert sich auch Gulde (1902) in seinen Untersuchungen der Dorsaldrüsen der Larven der Hemiptera-Heteroptera: »Die Aufnahme des secretorischen Inhalts der Drüsenzelle in die dem erweiterten Lumen des Ausführungsganges entsprechenden Bläschen scheint auf osmotischem, in der Porosität der Zellmembran des Bläschens« (chitinösen Wandung des ausleitenden Röhrchens) »beruhendem Wege zu geschehen.«

Berlese stellt den Satz auf: »che tutte le secrezioni speciali degli insetti devono sortire all'esterno per via osmotica e traversando sempre una pellicola chitinea.«

Aus diesen Ausführungen erhellt, daß die oben gegebene Beschrei-

bung der Secretausleitung sich in Übereinstimmung mit den Ansichten der Autoren befindet. Zweifellos würde man die oben beschriebenen feineren Einzelheiten des Vorganges auch an den Hautdrüsen andrer Coleopteren verfolgen können. Unser Objekt ist aber für diese Untersuchungen besonders geeignet, weil sich die Drüse infolge der künstlichen Reizung in gesteigerter Tätigkeit befindet.

So kann man zuweilen an einem besonders glücklichen Schnitt (Fig. 28) alle Stadien der Wanderung des Secrets aus der Zelle bis in das Chitinrohr verfolgen. Man findet das Secret auf den Strahlen des Plasmas in der Umgebung der Binnenkapsel. Das Secret liegt der Membran von außen auf; es durchsetzt die Wandung, liegt in ansehnlichen Tropfen an der Innenseite der Membran auf den feinen Strahlen und umhüllt den Chitinkanal in Form großer ellipsoider Tropfen. Im Lumen des Chitinröhrchens habe ich im Gegensatz zu Leydig, der »fettropfenähnliche Kügelchen in den Kanälen einzelliger Hautdrüsen« beschrieb, nie Secrettropfen gesehen. Vielleicht erfährt das Secret beim Verlassen der Zelle eine Umwandlung, infolge der es nicht mehr von dem Fixierungsmittel ausgefällt wird.

Diese Beschreibung des feineren Baues der Drüsenzellen ist nach einer Reihe von Schnittserien durch Schreckdrüsen gegeben, die mit Flemmingscher Lösung konserviert und mit Heidenhainschem Hämatoxylin oder mit Safranin gefärbt worden waren. Man kann an den Fig. 24—28 feststellen, daß in der Stärke der Membran der Binnenkapsel sowie im Hervortreten der Grenzkonturen der Wandung bei den Zellen Verschiedenheiten bestehen, die nicht von dem Secretionsstadium abzuhängen scheinen; diese Unterschiede wird man wohl mit Dierckx auf feine Verschiedenheiten des Baues der Membran zurückführen müssen.

Dierckx hat bei den Pygidialdrüsen gefunden, daß die verschiedenen Konservierungsmittel das Aussehen der Membran stark beeinflussen können. Flemmingsche Lösung hatte »une faculté de dissociation et de coagulation remarquable«. Sie betont die Membran der Binnenkapsel als Ganzes, verdeckt aber ihre feine punktförmige Struktur. Ein derartiger Einfluß der Flemmingschen Lösung war an den Prothoraxdrüsen nicht vorhanden, denn die Bauverhältnisse der Membran der Binnenkapsel waren an den so konservierten Drüsen sehr klar. Konservierung mit Sublimatalkohol (Gilson) zeigt nach Dierckx an jeder Drüse eine scharfe Grenze der Binnenblase. Wird die Sublimatlösung mit einem gleichen Volumen 3%iger Salpetersäure versetzt, so verschwindet die Membran vollständig, hingegen

wird die Strahlung in Binnenkapsel und Plasma sehr deutlich. Weiter oben hatte sich schon ergeben, daß ein scharfes Hervortreten der Strahlung auch durch ein bestimmtes Secretionsstadium der Zelle bedingt sein kann.

Auch Dierckx kommt auf Grund eines Vergleiches der verschiedenen Konservierungen und der Beobachtungen an frischem Material zu dem Schluß, daß in jeder Drüse eine wirklich geschlossene Blase vorhanden ist. Die Wandung entsteht »par la simple régularisation et la soudure en réseau des trabécules suivant une surface sphérique«. Die verschiedene Einwirkung der Konservierungsflüssigkeiten stellt sich der Autor folgendermaßen vor. «Sur les objects soumis à l'enrobage, les réactifs successivement employés ont, selon nous, débarrassé les mailles de l'enchylème solidifié qui les fermait. Seul le réseau de plastine s'est maintenu, et comme les points nodaux d'une membrane très mince sont forcement peu épaissis, comme d'une cellule à l'autre la plaque sphérique limitante ne s'est pas nécessairement accusée au même degré, il peut arriver qu'une coupe équatoriale ne montre plus que les trabécules rayonnantes avec une simple région d'épaississement dans le voisinage de la surface vésiculaire.«

So kommt dann ein Bild zustande, welches mit Fig. 29 große Ähnlichkeit hat. Der Schnitt, nach dem diese Figur gezeichnet wurde, ist mit Sublimat-Alkohol-Eisessig konserviert. Er stellt den extremsten Fall der Auslöschung der Membran der Binnenkapsel dar, den ich in meinen Serien fand; trotzdem ist die Wandung nicht vollständig verschwunden, sondern an der dem Kern zugewandten Seite der Binnenblase ist die Membran mit ihren Durchbohrungen noch sehr gut zu erkennen. Die Wandung ist also vorhanden, nur tritt sie nicht so deutlich hervor. Dazu kommt noch, daß in dieser Zelle sehr viel Secret gerade im Begriff ist, die Wandung der Binnenkapsel zu passieren, um zum Chitinkanal zu wandern. Das Bild stellt ein ähnliches Secretionsstadium dar, wie Fig. 26. Es wirken hier also Secretionsstadium und Konservierung in demselben Sinne, so daß ein Bild entsteht, welches sehr an die Fig. 48 von Dierckx erinnert, wo von einer Wandung der Binnenblase nichts zu erkennen ist; die radiär von dem Chitinröhrchen ausstrahlenden Plasmafäden zeigen ganz wie auf dem Bilde von Dierckx »eine verdickte Partie in der Nachbarschaft der Oberfläche der Blase«.

Im allgemeinen stimmten die Bilder überein, die ich bei Konservierung mit Flemmingscher Lösung und Sublimat-Alkohol-Eisessig erhielt. Da *Dytiscus* zwei Schreckdrüsen hat, so konservierte ich die beiden Drüsen eines Käfers immer verschieden. Durch Vergleich der

verschieden konservierten Objekte mit dem frischen Material komme auch ich zu dem Schluß, daß die Wandung der Binnenkapsel tatsächlich vorhanden ist und nicht etwa ein Kunstprodukt der Flemmingschen Konservierung ist.

Interessant ist noch die Beobachtung Dierckx's daß sehr verdünntes Kaliumcarbonat eine ähnliche auflösende Wirkung wie die Salpetersäure hat. »Nach Behandlung mit Kaliumkarbonat scheint nicht nur die Membran der Binnenkapsel, sondern auch die Wandung des ausleitenden Kanals der Pygidialdrüsen aus Punkten zu bestehen ou plutôt de petites masses irrégulières séparées par des intervalles plus sombres simulant des pores.« Hier liegt der Verdacht nahe, daß es sich um künstlich erzeugte Strukturen handelt; tatsächlich gibt auch Dierckx an, daß ohne Benutzung dieses Reagens keine Struktur an dem Röhrchen zu erkennen sei.

Die Modifikationen des Baues der Secretherde der Schreckdrüsen gegenüber den einzelligen Hautdrüsen stellen zweifellos eine Anpassung an die gesteigerte Tätigkeit der Komplexdrüsen dar. Durch die Beschränkung der Binnenkapsel wird mehr Raum für das secernierende Plasma erlangt. Die Herausschaffung des reichlicher gebildeten Secrets aus der Zelle durch die Wandung des Chitinkanals hindurch erfordert gesteigertere Druck- oder Spannungsverhältnisse in der Binnenkapsel, als sie bei den gewöhnlichen Drüsen nötig sind. Dieser Umstand bedingt einen derbwandigen Abschluß des Raumes der Blase gegen den Plasmaleib der Zelle. Um aber dem Austritt des Secretes aus der Zelle in die Binnenkapsel kein zu großes Hindernis zu bieten, muß die Wandung der Binnenblase ansehnliche Durchbohrungen besitzen.

Der Bau der Binnenkapsel wird im Prinzip bei allen Hautdrüsen übereinstimmen. Die Wandung ist eine Membran von modifiziertem Plasma, ein alloplasmatisches Organ, deren Stärke nicht nur in den verschiedenen Drüsenformen, sondern auch in den Zellen ein und derselben Drüse wechselt. Sie besitzt Durchbohrungen, die die entsprechend der wechselnden Dicke der Membran bei den verschiedenen Drüsen mehr oder weniger hervortreten. Von dem dichten Zellplasma aus treten feine Fäden durch die Durchbohrungen in den Hohlraum der Binnenkapsel, um an die Wandung des ausleitenden Chitinröhrchens zu ziehen. Auf ihnen gelangt das Secret aus der Zelle in die Binnenkapsel, von wo es durch Osmose in den ausleitenden Chitinkanal tritt. Die Binnenkapsel ist also ein Hilfsapparat der Drüsenzelle und steht im Dienste der Secretausleitung.

Auch die Secretion wird bei allen Hautdrüsen übereinstimmend etwa folgenden Verlauf zeigen. Eine Neubildung granulierten Chromatins vom Nucleolus aus scheint die Secretion einzuleiten. Alsdann erfolgt in dem dichten stark granulierten Plasma, anscheinend in der Umgebung des Kernes, die Bildung kleiner Secrettröpfchen; diese wachsen heran und wandern zur Binnenkapsel, treten in dieselbe ein und gelangen schließlich in den ausleitenden Chitinkanal. Während dieser Vorgänge findet eine Verminderung der granulären Kernsubstanz statt; gleichzeitig nimmt das Plasma eine weitmaschig netzförmige Struktur an. Die Drüsenzelle ist also am Ende einer Secretionsperiode erschöpft. Bevor die Neubildung von Secret erfolgt, setzt am Kern wieder die Vermehrung des granulären Chromatins ein, während das Plasma wieder seine dichte granuläre Struktur annimmt. Die Zelle macht also zwischen zwei Secretionsperioden eine Ruhepause durch, in der eine Regeneration von Kern und Plasma stattfindet.

Ungefähr gleichen Verlauf der Secretion zeigen nach Elmassian die Zellen der Speicheldrüsen einiger *Ixodes*. Zu Beginn einer Secretionsperiode erfolgt auch bei diesem Objekt eine Vermehrung des Chromatins vom Nucleolus aus und, was hier weniger interessiert, Abgabe von geformter Kernsubstanz an das Plasma. Die Herausbildung des Secrets, die im einzelnen sehr kompliziert sein kann, erfolgt im Zellplasma. Das Secret reift heran und wird schließlich ausgestoßen. Am Ende der Funktionsperiode ist der Kern chromatinarm, die Zelle ist erschöpft. Eine neue Secretion wird wieder durch Vermehrung der Kernsubstanz eingeleitet. Diese Drüsen vermögen also mehrere Secretionsperioden hintereinander durchzumachen.

Die Fähigkeit der Arthropodendrüsenzellen, mehrmals Secret zu bilden, stellte Nusbaum auch an den Hautdrüsen von *Argulus foliaceus* fest. Er reizte die Hautdrüsen dieses Krebses durch schwache elektrische Ströme zur Abgabe ihres Secretes. Nach einigen Tagen ist die Zelle wieder von Secret erfüllt und gibt dieses auf erneuten Reiz wieder ab. Nusbaum konnte drei Funktionsperioden nacheinander beobachten. Leider gingen die Versuchstiere nach einiger Zeit zugrunde, so daß eine noch öftere Wiederholung des Experimentes unmöglich war.

Die Drüsenzelle von *Dytiscus* ist wie oben ausgeführt wurde, am Ende einer Secretionsperiode erschöpft. Diese Erschlaffung ist jedoch nur leichter Art und wird durch eine nachfolgende Regeneration von Kern und Plasma wieder behoben. Die Zelle wird also bei einer Secretion nicht vollständig aufgebraucht, wie das z. B. bei den Hautdrüsen der

Tritonen der Fall ist, sondern sie erfährt nur eine vorübergehende Schwächung. Sie bleibt höchst wahrscheinlich während des ganzen Lebens des Käfers erhalten und macht zahlreiche Secretionsperioden nacheinander durch. Gegen eine Neubildung von Drüsen, wie sie bei Vertebraten beobachtet ist, spricht hauptsächlich der Umstand, daß für jeden neuen Secretherd auch ein neuer ausleitender Chitinkanal, der die Cuticula durchsetzt, gebildet werden müßte. Dieser Kanal kann aber die harte Körperdecke nicht nachträglich durchbrechen, sondern er muß gleichzeitig mit der ersten Lamelle des in Bildung begriffenen Chitinpanzers, also kurz vor einer Häutung, angelegt werden.

Über die Lebensdauer der Drüsenzellen unsers Käfers liegt eine Angabe von Törne vor. »Die Drüsen könnten, was doch wohl im Bereich der Möglichkeit liegt, eine kürzere Lebensdauer haben als das Tier selbst, sie mögen, nachdem sie einige Zeit funktioniert haben, degenerieren und bis zur Unkenntlichkeit zusammenschrumpfen; die einmal vorhandenen Porenkanäle können aber nicht verschwinden; ihre Zahl bleibt dieselbe, unabhängig davon, ob die betreffenden Drüsenzellen erhalten bleiben oder nicht.«

Törne hat an kleinen Stückchen der Rückendecke des Prothorax die Drüsen gezählt; darauf die Zellen abgepinselt und dann die Zahl der Porenkanäle an dieser Stelle bestimmt. »Die Zahl der letzteren war immer ungefähr doppelt so groß wie die der Drüsen.« Nun betont zwar Törne selbst, daß eine Zählung der Drüsenzellen sehr schwierig sei, da die Drüsenzellen klein, das Objekt sehr dick und undurchsichtig ist. Ein Blick auf Fig. 12 zeigt aber, daß die Drüsenzellen in mehreren Lagen übereinander geschichtet sind, von denen Törne wahrscheinlich nur die obersten gesehen und gezählt hat. Die Zellen der tieferen Lagen konnte er wohl kaum erkennen; möglicherweise hat er also nur die Hälfte der vorhandenen Drüsenzellen gezählt.

Nach Törne müßte also ein alter Käfer weniger Drüsenzellen besitzen, als ein junger. Das ist mir aber sehr unwahrscheinlich. Sicher ist, daß ein alter Käfer ebensowenig benetzbar ist, wie ein junger, also auch einen ebenso guten Firnisüberzug, wie dieser besitzt; sollte da nicht der Schluß gestattet sein, daß dann der alte Käfer auch ebensoviel Hautdrüsen, die doch jenen Überzug abscheiden, als das junge Individuum besitzt?

b. Die pseudoacinösen Drüsen.

Die zweite Gruppe der Komplexdrüsen sind die pseudoacinösen Drüsen. In der Ausgestaltung des sekundären Ausleitungskanals

herrschen bei ihnen primitivere Verhältnisse, als bei den Prothoraxdrüsen; demgegenüber hat aber ihr secretorischer Abschnitt einen sehr hohen Grad der Vervollkommnung erreicht. Die einzelnen Elemente der Drüsenpakete liegen nicht mehr wirr durcheinander zu einem Haufen zusammengeballt, sondern sie erfahren eine bestimmte Anordnung.

Wasmann hat bei *Claviger* an den Drüsenbüscheln des Abdomens eine gruppenweise Anordnung der Zellen zu rosettenförmigen »Lobes sécretéures, Pseudoacini« gefunden. Die einzelnen Drüsenzellen kehren ihre Bläschen nach dem in der Mitte gelegenen Ausleitungskanal.« »Dieser Kanal zieht schräg nach oben und auswärts (dorso-lateralwärts) gegen den gewulsteten Seitenrand der Hinterleibsbasis hin, wo sie einzeln, in der Form von Cribellen münden.« Diese Secretherde von *Claviger* sind einfache Drüsenpakete, keine Komplexdrüsen. Ich habe sie nur deshalb erwähnt, weil die einzelnen Elemente schon eine symmetrische Lagebeziehung zueinander aufweisen.

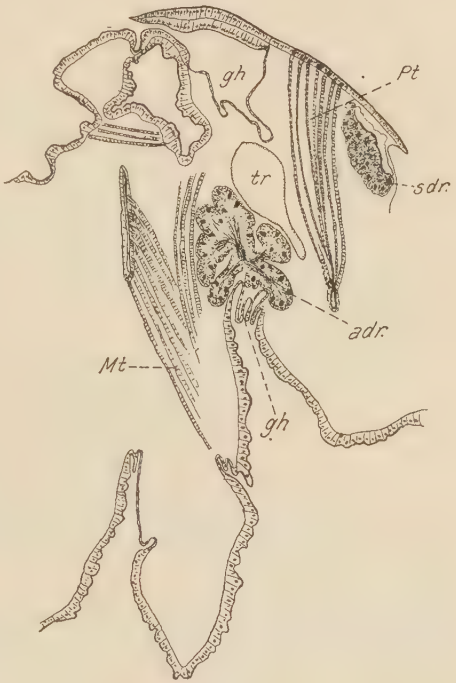


Fig. 30.

Lateraler Sagittalschnitt durch den Thorax des Käfers. *adr*, Pseudoacinöse Drüse; *gh*, Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax; *Mt*, Mesothorax; *Pt*, Prothorax; *sdr*, Schreckdrüse. Vergr. 20.

Diese Verhältnisse sind nun bei den pseudoacinösen Drüsen von *Dytiscus* noch einen Schritt weiter entwickelt. Die Drüsenpakete bestehen aus einer so großen Zahl von Zellen, daß ihre Anordnung zu einer Rosette nicht mehr möglich ist. Indem nun aber an den langen ovalen Drüsenpaketen das gleiche Gestaltungsprinzip, nämlich die Verlagerung der ausleitenden Kanäle in das Centrum des Paketes, einwirkt, kommt ein Drüsensack zustande, dessen Wandung die secretorischen Elemente bilden und in dessen Innenraum die ausleitenden Kanälchen verlaufen. Auf Grund dieser Weiterentwicklung

des secretorischen Teiles der Drüse zu Pseudoacini stelle ich diese Komplexdrüse in der Reihe der Drüsen höher als die Schreckdrüsen, obwohl der sekundäre Ausleitungskanal viel primitivere Verhältnisse als bei den letzteren aufweist. Als typischer Vertreter dieser Drüsengattung sei eine der im Mesothorax gelegenen Komplexdrüsen eingehend betrachtet.

1. Die pseudoacinösen Drüsen des Mesothorax.

Die zwei Komplexdrüsen des Mesothorax sitzen zu beiden Seiten des Käfers der Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax dicht auf. Ihre Mündungen liegen in der Gelenkhaut unter dem ersten thoracalen Stigma, der Medianlinie des Körpers etwas mehr genähert als diese. Fig. 30 ist ein Sagittalschnitt durch den Thorax, der hinter dem Stigma, also näher an der Medianebene, geführt ist. Die Drüse (*adr*) liegt unter der Trachee (*tr*), die zum Stigma führt. Stigma und Drüsenmündung liegen in verschiedenem Abstand senkrecht über der Zeichenebene in der Gelenkhaut (*gh*), die zwischen den Pleuren von Pro- und Mesothorax ausgespannt ist.

Der sekundäre Ausleitungskanal (*sc*) dieser Drüsen (Fig. 31) ist eine baumartig verästelte röhrenförmige Einsenkung der Körperdecke von 125 μ Länge. Er besteht aus einer chitinösen Intima (*i*), welche ohne Grenzen in die Cuticula (*c*) übergeht. Auch die Matrix dieses Kanals mit ihrer Basalmembran (*scp'*) geht direkt in die Hypodermis (*H*) über. Das Lumen des Kanals ist durch Zapfen und Höcker der chitinösen Intima (*i*) verengt. Die Verzweigungen (*sz*) verjüngen sich nach ihrem oberen blindgeschlossenen Ende hin. Gelegentlich kann ein Zweig auch eine ampullenartige Erweiterung (*ap*) erfahren; von einer solchen Stelle gehen dann meist mehrere Äste ab (Fig. 31 *ap*). Die Matrix des Kanals (*scp'*) ist niedriger als die Hypodermis; gegen die Enden der Zweige flacht sie sich mehr und mehr ab. Ihre kleinen chromatinreichen Kerne sind unregelmäßig in dem Plasma zerstreut. Die Zellgrenzen zwischen den Matrixzellen sind nicht gut zu erkennen. Gegen die Leibeshöhle werden die Zellen durch eine Basalmembran (*b*) abgegrenzt, die unmittelbar in die der Hypodermis übergeht.

Jeder Zweig dieses sekundären Ausführungskanals nimmt die feinen Chitinröhrchen (*dc*) eines Drüsenpaketes (*Drs*) auf.

Der secretorische Abschnitt der Drüsen besteht aus etwa 15—20 Drüsenpaketen (*Drs*), die in Rosettenform um den Hauptstamm des ausleitenden Kanals herum angeordnet sind. Ein Sagittalschnitt trifft etwa fünf Drüsenpakete, deren Länge im Durchschnitt 0,38 mm

beträgt. Der größte Durchmesser der gesamten Drüsenrosette mißt annähernd 0,62 mm (Fig. 31). Die einzelnen Drüsenpakete, die Pseudoacini (*Drs*), zeigen folgenden charakteristischen Bau. Die 20 bis 40 Zellen des ellipsoidischen bis birnförmigen Paketes sind dicht aneinander gefügt, lassen im Centrum aber einen Hohlraum frei. Sie bilden also die Wandung eines Sackes. Die einzelnen Zellen sind gegeneinander durch Zellgrenzen (*zg*) scharf abgesetzt. Bindegewebszellen fehlen zwischen den Drüsen. Das Paket wird von einer Mem-

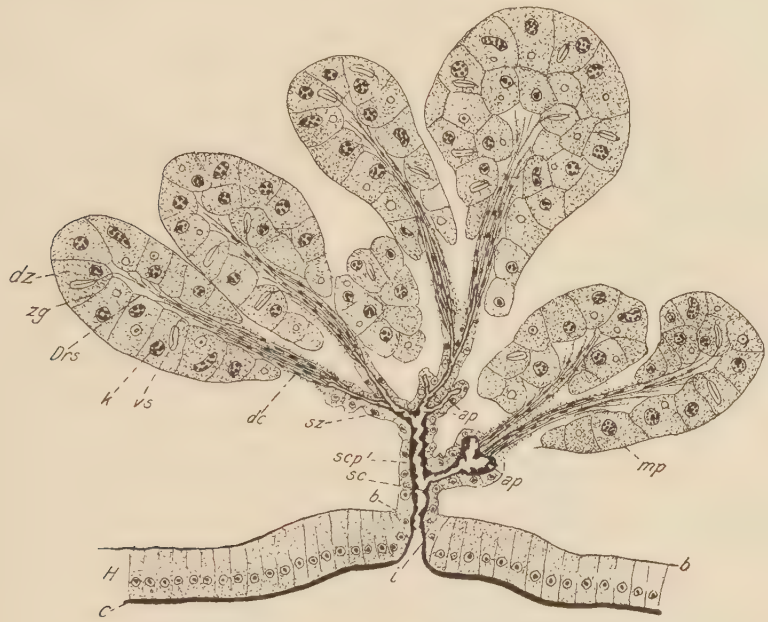


Fig. 31.

Sagittalschnitt durch eine pseudoacinöse Drüse des Mesothorax. *ap*, Ampulle; *b*, Basalmembran; *c*, Cuticula; *H*, Hypodermis; *Drs*, Drüsensack; *dc*, Chitinröhrchen; *dz*, Drüsenzelle; *i*, Intima; *k*, Kern; *sc*, sekundärer Drüsenkanal; *scp'*, Matrix; *sz*, Zweige des sekundären Drüsenkanals; *vs*, Binnenblase; *zg*, Zellgrenze. Vergr. 160.

brana propria (*mp*) umhüllt. Die Zellen zeigen den typischen Bau der secretorischen Elemente einer Komplexdrüse. Im Hohlraum des Sackes verlaufen die chitinisierten Secretröhrchen (*dc*) der einzelnen Zellen. Dieselben vereinigen sich zu einem Bündel, wobei die Plasmabelege der Röhrchen miteinander verschmelzen; die kleinen ovalen Kerne der Matrix der Röhrchen sind zwischen den Kanälchen verstreut. An der Austrittstelle aus dem Drüsensack hat das Bündel seinen stärksten Umfang. Die Wandung des Sackes nähert sich dem Bündel, und die Randzellen des Pseudoacinus legen sich dem Strang

dicht an. Die Chitinröhrchen durchsetzen die Wandung des oberen Endes eines Zweiges des sekundären Ausleitungskanals. Die Matrix desselben scheint in den Plasmabelag des Röhrenbündels überzugehen. Bezüglich der Funktion der Drüsen s. S. 499.

Diese so charakteristische Anordnung der Drüsenzellen zu Säcken, in deren Innerem die ausleitenden Kanälchen verlaufen, beschreibt Gilson in dem Stinkapparat von *Blaps mortisaga*. Die Pseudoacini oder »Lobes sécréteurs« sitzen in größerer Anzahl einer weichhäutigen Sammelblase auf. Der sekundäre Ausleitungsgang zeigt Verhältnisse, die von den oben beschriebenen stark abweichen und auf die deshalb hier nicht weiter eingegangen werden soll.

Die äußere Form der pseudoacinösen Drüsen finden wir in den segmental angeordneten Drüsen der Larven von *Ocypus olens* wieder. Dieselben bestehen aus zahlreichen Säckchen oder Schläuchen, die von der Spitze eines gemeinsamen Ausleitungsganges fingerförmig ausstrahlen. Sie gleichen also den pseudoacinösen Drüsen außerordentlich. Im feineren Bau besteht aber ein großer Unterschied zwischen diesen beiden äußerlich so ähnlichen Organen, indem die Drüsen von *Ocypus* »ghiandole pluricellulari semplici« sind. Die Zellen haben im Innern der Drüsensäcke immer nur ein gemeinsames chitinöses Rohr ausgeschieden, welches das Secret aller Herde aufnimmt.

Dieses Beispiel zeigt, daß die »ghiandole pluricellulari« composte sowohl wie die semplici zur Entwicklung hochorganisierter Drüsenbildungen befähigt sind und daß sogar ein und dieselbe bestimmte äußere Form in beiden Gruppen auftreten kann.

2. Die pseudoacinösen Drüsen des Abdomens.

Drüsen von ganz ähnlichem Bau wie die im Mesothorax gelegenen finden wir zu sieben Paaren in den Abdominalsegmenten 1—7. Dicht hinter den Stigmen der sieben ersten Abdominalsegmente liegt je eine Drüse. Die Lagebeziehung von Drüse und Stigma ist auf einem Sagittalschnitt durch die Drüse des ersten Abdominalsegmentes zu erkennen (Fig. 32). Das Stigma (*sa*) ist länglich elliptisch. Die der Seitenkante des Körpers zugewandte Hälfte des Stigmas wird von zwei Hautfalten (*hf*) überdacht, die vor und hinter dem Stigma entspringen. Dieselben weichen über dem Stigma mit gebogenen Rändern auseinander und lassen die der Mediane des Körpers zugekehrte Hälfte des Stigmas frei. Über dem nach auswärts gewandten Teile des Stigmas befindet sich infolgedessen eine abgeschlossene Höhle, die sich nur durch einen schmalen Spalt (*s*) nach außen öffnet. Dicht hinter dem

Stigma liegt die Komplexdrüse (*Dr*). Die einzelnen Pseudoacini sind in Anpassung an die gegebenen räumlichen Verhältnisse in einer Ebene ausgebreitet, die der Rückendecke des Segmentes parallel ist. Der Sagittalschnitt hat daher nur einen Drüsensack getroffen. Auf Querschnitten kann man sich leicht überzeugen, daß die Drüse fast genau so gebaut ist, wie die im Mesothorax gelegene; nur daß vielleicht die Drüsensäcke kürzer und gedrungener sind als bei den letzteren. Der größte Durchmesser dieser Drüse beträgt auch wieder annähernd 0,62 mm und die Länge eines Pseudoacinus 0,34 mm. Der sekundäre Ausleitungskanal (*sc*) besitzt keine Verzweigungen. Sein blindgeschlossenes Ende

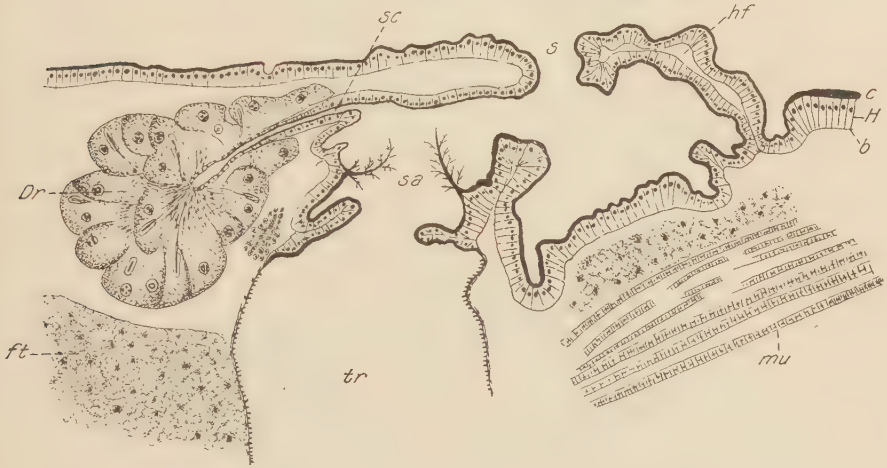


Fig. 32.

Lateraler Sagittalschnitt durch die dorsale Partie des ersten Abdominalsegmentes. *c*, Cuticula; *Dr*, Komplexdrüse; *ft*, Fettkörper; *H*, Hypodermis; *hf*, Hautfalte; *mu*, Muskel; *s*, Spalte; *sa*, Stigma; *sc*, sekundärer Kanal; *tr*, Trachee. Vergr. 50.

wird von den Röhrenbündeln der Drüsensäcke in einer Anzahl Cribellen durchsetzt. Der Kanal mündet dicht über dem Stigma (*sa*) unter der Hautfalte (*hf*), welche das Stigma überdeckt. Das Secret muß bei dieser Lage der Mündung unmittelbar auf den Reußenapparat des Stigmas gelangen. Funktion der Drüsen s. S. 499.

In den übrigen Abdominalsegmenten sind die Lagebeziehungen zwischen Stigma und Drüse etwas andere als im ersten Segment, insofern als die Drüse auch wieder hinter dem Stigma, ihre Mündung jedoch neben dem Stigma liegt. Die Tergiten des Abdomens werden durch eine weiche Gelenkhaut mit den Sterniten verbunden. Diese Gelenkhaut kleidet eine tiefe Falte aus, die zwischen der Rückendecke und den wulstig vorgewölbten Pleuren verläuft. Da die Stigmen ganz

an die Außenkante der Tergiten gerückt sind, sogar in der weichen Verbindungshaut liegen, so geraten sie mit ihren nach außen gewandten Enden in diese Falte. Der Rand des Stigmas berührt die tiefste Stelle

Fig. 33 *a—c*.

Laterale Sagittalschnitte durch ein mittleres Abdominalsegment des Käfers (von dem lateralen Körperrand gegen die Medianebene fortschreitend). *cr*, Cribellum; *dc*, Chitinröhrchen; *Dr*, Komplexdrüse; *Drs*, Drüsensack; *krp*, Körperdecke; *sa*, Stigma; *sah*, Stigmenhof; *tr*, Tracheen. Vergr. 60.

der Falte (Fig. 34 *a*). An eben dieser Stelle, am Grunde der Falte (*rf*), direkt unter dem Stigma (*sa*), mündet der sekundäre Drüsengang; die Drüse liegt hinter dem Stigma. Ihre Lage ist aus einem Querschnitt

(Fig. 34 *b*) zu ersehen, der etwa 150 μ weiter caudalwärts geführt wurde als der in Fig. 34 *a* skizzierte.

Diese Verhältnisse sollen durch die Serie von Sagittalschnitten Fig. 33 *a*—*e* erläutert werden. Die Figuren sind so angeordnet, daß man von dem lateralen Körperrand gegen die Medianebene vorschreitet. Die Stigmen (*sa*) sind, wie in Fig. 33 *e* zu erkennen ist, ein wenig in das Körperinnere eingesenkt. Der erste Schnitt (Fig. 33 *a*) ist durch die

Fig. 33 *d* und *e*.

Laterale Sagittalschnitte durch ein mittleres Abdominalsegment des Käfers (von dem lateralen Körperrand gegen die Medianebene fortschreitend). Buchstabenbezeichnung s. Fig. 33 *a*—*c*. Vergr. 60.

Falte (*rf*) zwischen Rückendecke und Pleuren geführt und zeigt jene schwache Einsenkung (*sah*), in der das (hier noch nicht getroffene) Stigma liegt. Der sekundäre Drüsenkanal mündet in diese grubenförmige Einsenkung, also dicht unter dem Stigma (*sc*). Der Gang zieht von der Drüse schräg nach vorn und lateralwärts zur Körperoberfläche als ein gerade gestrecktes cylindrisches Rohr (Fig. 33 *b*, *c*, *d*). Das blindgeschlossene Ende des Ganges weist keine Verzweigungen

auf. Die Bündel der ausleitenden Chitinröhrchen durchsetzen die Wandung des kugelförmigen Endes des Ganges in mehreren Cribellen. Die Pseudoacini sind dichter zusammengedrängt, als bei der im Mesothorax gelegenen Drüse; infolgedessen zeigen die Drüsen des Abdomens kein so elegantes Bild wie jene. Die Drüse besitzt ihre größte Ausdehnung auf dem Schnitt (Fig. 33 *e*), der gleichzeitig die äußere Partie des Stigmas trifft. Sie liegt also hinter dem äußeren Rande des Stigmas. (Über die Funktion der Drüsen s. S. 499).

Dieser vereinfachten Drüsenform lassen sich die Stirndrüsen von

Fig. 34 *a* und *b*.

Querschnitte durch das dritte Abdominalsegment des Käfers. *Dr*, Komplexdrüse; *krp*, Körperdecke; *pl*, Pleuren; *rf*, Randfalte; *sa*, Stigma; *tg*, Tergit; *tr*, Trachee. Vergr. 13.

Paussus cucullatus vergleichen. Diese Organe besitzen auch einen unverzweigten sekundären Ausleitungsgang; die secretorischen Elemente sind zu Pseudoacini vereinigt, die jedoch bloße Drüsenhaufen vorstellen und die Anordnung zu Drüsensäcken vermissen lassen.

Die Größe der Drüse bleibt sich in den verschiedenen Abdominalsegmenten annähernd gleich. Der größte Durchmesser schwankt zwischen 0,5 und 0,69 mm, die Länge eines Pseudoacinus zwischen 0,3 und 0,4 mm. Rücksichtlich des sekundären Ausführungsganges herrschen bei diesen Drüsen primitivere Verhältnisse als bei den im Mesothorax gelegenen, weil eine Verzweigung des Kanals fehlt.

c. Die Pygidialdrüsen.

Ihre höchste Stufe der Entwicklung erreichen die Komplexdrüsen unsres Käfers in den Pygidialdrüsen, und zwar haben beide Teile der

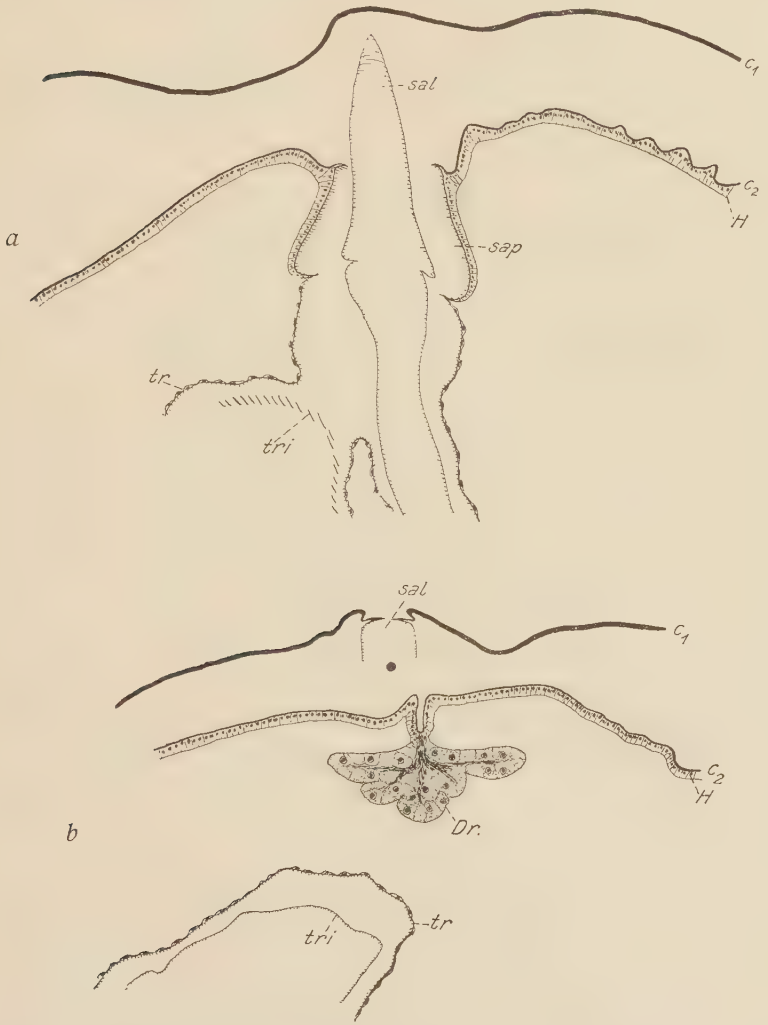


Fig. 35 *a* und *b*.

Querschnitte durch ein mittleres Abdominalsegment einer Larve (drittes Stadium kurz vor der Häutung). c_1, Larvencuticula; c_2, Puppencuticula; *Dr*, Komplexdrüse; *H*, Hypodermis; *sal*, Stigmenhals; *sap*, Puppenstigma; *tr*, Tracheen; *tri*, alte Tracheenintima. Vergr. 40.

Drüse, der secretorische Abschnitt sowohl wie der sekundäre Ausleitungsgang, eine Vervollkommnung erfahren. Die secretorischen Zellen über-

treffen einmal in der Zahl sowohl die der pseudoacinösen wie der Schreckdrüsen bei weitem; dann aber sind sie höher differenziert als diese, indem sie neue Drüsenzellformen ausgebildet haben. Der ausleitende Apparat ist reicher gegliedert als bei den übrigen Komplexdrüsen; er besteht aus einem Centralkanal des Drüsenschlauches, einer Sammelblase und einem Ausführungsgang.

Von den in der Literatur vorhandenen Angaben über die Pygidialdrüsen unsres Käfers reicht die Arbeit von Dufour (1826) am weitesten zurück; sie bringt im wesentlichen nur eine Beschreibung der gröberen Morphologie des Organs. Meckel (1846) erweiterte diese Darstellung in mancher Beziehung. Sehr gründliche Untersuchungen stellte Leydig (1859) über diesen Gegenstand an. Er erkannte die Morphologie und den feineren Bau der Drüse in den Hauptzügen richtig, wenngleich auch im einzelnen bei der Mangelhaftigkeit seiner optischen Hilfsmittel noch mancher Punkt ungeklärt blieb. In einer Veröffentlichung Bordas (1898) werden manche von Leydig schon richtig erkannte Verhältnisse abweichend beschrieben.

Am eingehendsten und gründlichsten hat Dierckx die Pygidialdrüsen der Coleopteren studiert. Besondere Erwähnung verdient die außerordentlich interessante vergleichende Untersuchung »Les glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides 1899«, in der unser Objekt behandelt wird. In dieser Abhandlung werden die vorhergehenden Arbeiten besprochen, ihre Resultate nachgeprüft und Irrtümer richtig gestellt. Was die Beschreibung der gröberen Morphologie anbelangt, so kann ich die Ausführungen von Dierckx nur bestätigen. Eine nochmalige Besprechung dieser Verhältnisse an Hand der französischen Arbeit scheint mir im Zusammenhang mit der hier gegebenen Darstellung von den Hautdrüsen des *Dytiscus* auch deshalb geboten, weil bezüglich der Histologie dieser Drüsen einiges zu den Ausführungen von Dierckx hinzuzufügen ist.

Morphologie der Pygidialdrüsen.

Die Pygidialdrüsen sind bei *Dytiscus* — wie bei allen Adephagen, wenn sie überhaupt vorkommen — in der Zweizahl vorhanden. Die paarigen Drüsen liegen im Bereich der drei letzten Abdominalsegmente beiderseits vom Rectum und Begattungs- bzw. Legeapparat (Fig. 36 *Py*). Jede Drüse besteht aus einem langen Drüsenschlauch (*Drsch*), dessen Wandung die secretorischen Elemente birgt und dessen Centrum der ableitende Kanal, der Centralkanal des Drüsenschlauches einnimmt; ferner aus einem kurzen Ausführungsrohr (*sc*), welches durch eine

blindsackartige Erweiterung einen Behälter (*rs*) für das Drüsensecret bildet. Der Ausführungsgang selbst zieht als schwach gewundenes Rohr von dem Secretbehälter, der auf der Höhe des unteren Endes der Rectalblase liegt, zu seiner Mündungsstelle in der Nähe des Afters.

Der Drüsenschlauch ist knäuelförmig um den Secretbehälter herum aufgewunden und zwar so, daß, wie Dierckx richtig bemerkt, die

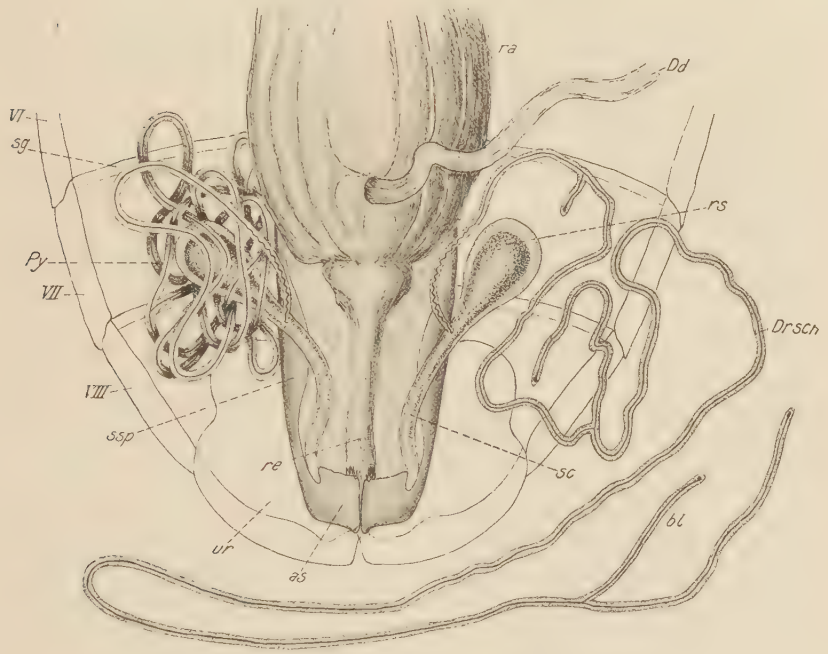


Fig. 36.

Hinterer Abschnitt des Abdomens des Käfers aufpräpariert. *as*, Analplatte; *bl*, Blindsack; *Dd*, Dünndarm; *Drsch*, Drüsenschlauch; *Py*, Pygidialdrüse; *ra*, Rectalampulle; *rs*, Reservoir; *sc*, sekundärer Drüsenkanal; *sg*, Segmentgrenzen, *ssp*, Seitenspangen des Geschlechtsapparates; *ur*, Genitalklappen. Vergr. 8.

Schlingen von dem Ende des Behälters aus nach innen, also nach dem Darm zu, reichlicher vorhanden sind als nach den Flanken des Abdomens hin (Fig. 36, linke Drüse). Die Drüse ist von Tracheen kräftig umsponnen und in den Fettkörper eingebettet. In Fig. 36 wurden, nach sorgfältigem Wegpräparieren von Tracheen und Fettkörper, die Schlingen des Drüsenschlauches in möglichst natürlicher Lage dargestellt.

Der Drüsenschlauch besitzt eine Länge von etwa 60 mm; will man die richtigen Maße erhalten, so muß man beim Entwirren des Knäuels, beim Auseinanderlegen der Schlingen sehr vorsichtig verfahren, da sich die Drüse durch Zug stark in die Länge dehnen läßt, ohne zu zerreißen. Die durch Zug erreichte Länge kann die natürlichen Maße weit übersteigen; auf dieser Dehnbarkeit der Drüse beruhen jedenfalls auch die verschiedenen Längenangaben früherer Autoren. Der nahe seiner Mündung etwas verjüngte Drüsenschlauch besitzt, wie schon Leydig bemerkt hat, zwei bis drei Blindsäcke von verschiedener Länge (Fig. 36 *bl*). Im Durchschnitt sind sie 2—3 mm lang, jedoch kommen auch solche von 11 mm vor.

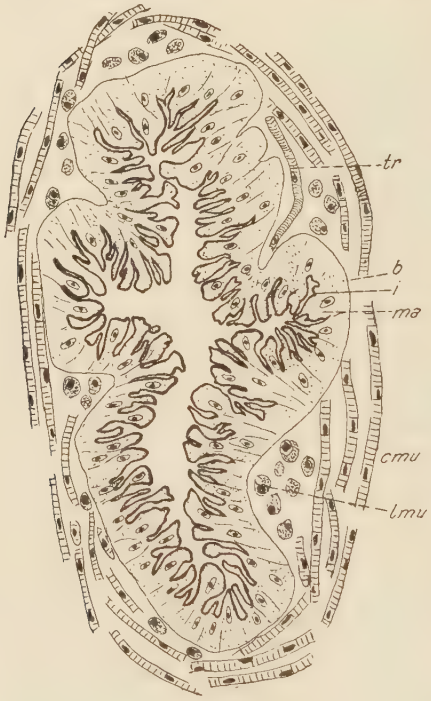


Fig. 37.

Querschnitt durch den Secretbehälter der Pygidialdrüse. *b*, Basalmembran; *cmu*, circulär verlaufendes Muskelbündel; *i*, Intima; *lmu*, Längsmuskel; *ma*, Matrix; *tr*, Trachee. Vergr. 320.

Betrachtet man die Drüse bei schwacher Vergrößerung, so schimmert das Lumen des Schlauches durch. Im Innern des Schlauches ist der Centralkanal zu erkennen; an den blinden Endigungen des Schlauches ist derselbe etwas kugelig erweitert. In dem letzten Abschnitt, kurz vor der Einmündung in den Sammelbehälter verläuft der Centralkanal in einer deutlich sichtbaren Zickzacklinie; aber auch in den übrigen Partien des Schlauches liegt der Kanal nicht immer central, wie Querschnitte lehren.

Der Secretbehälter ist eine birnenförmige Blase von 4 bis 5 mm Länge und 3 mm Breite im völlig gefüllten Zustand (Fig. 36 *rs*). Er geht allmählich sich verjüngend in das Ausführungsrohr über. Bordas schlägt vor, das Rohr von der Stelle ab zu rechnen, wo der Drüsenschlauch in das verjüngte Ende der Blase mündet. Der braune bernsteinfarbene Inhalt des Secretbehälters schimmert durch die helle Wandung durch.

Über den Bau der Wandung der Sammelblase finden sich abweichende Angaben. Dufour, Leydig und Bordas sprechen von einer kräftigen Muskelschicht, die den Behälter umhüllt. Nach Dierckx besteht die Muskelhülle nur aus wenigen gekreuzten Muskelbündeln. Ein Blick auf einen Querschnitt durch die Blase (Fig. 37) läßt erkennen, daß Dierckx richtig beobachtet hat. Die Muskulatur besteht nur aus wenigen, im nichtkontrahierten Zustand locker übereinandergeschichteten Lagen von gekreuzt verlaufenden Muskeln. Die äußere Lage weist vorwiegend cirkulär verlaufende Bündel auf (*cmu*). Die eigentliche Wandung der Blase ist ein reichlich gefaltetes Epithel (*ma*), das eine stark lichtbrechende Intima abgeschieden hat (*i*), die naturgemäß allen Falten der Matrix folgt. Im gefüllten Zustand wird die Wandung stark gedehnt, so daß die Falten verschwinden; die Muskeln liegen ihr dann als eine dünne Schicht dicht an.

Das Ausleitungsrohr (*sc*) ist 8—9 mm lang und annähernd doppelt so umfangreich, wie der Drüsenschlauch. Kurz vor der Mündung geht seine Wandung in eine durchsichtige Membran über, welche denen des Geschlechtsapparates vollkommen ähnlich ist. Dadurch wird das Auffinden der Mündung des Ganges erschwert. Sie liegt in der Nähe der Ansatzstelle der oberen Bögen des männlichen und der Seitenspangen des weiblichen Geschlechtsapparates an den Analplatten. Zwischen den vorderen freien Enden der Analplatten und den Seitenspangen bzw. den oberen Bögen ist ein u-förmiger Einschnitt. Durch diese Einkerbung zieht das Rohr unter die Analplatten und mündet »dans le pli profond que forme la membrane arthrodiale postérieure du pygidium« (Dierckx). Es kommt daher nicht zur Bildung einer gemeinsamen Mündung von Rectum und Drüse, einer Art von Cloake, sondern jede Drüse gibt ihr Secret direkt nach außen durch zwei Poren rechts und links neben dem After ab. Es muß auf diesen Umstand besonders hingewiesen werden, weil die hier gegebene Darstellung im Widerspruch mit der landläufigen Ansicht steht, welche die beschriebenen Drüsen in Beziehung zum Darmsystem bzw. zum After des Käfers setzen will. Eine solche Beziehung ist nicht vorhanden und es wäre daher wünschenswert, wenn die alte Bezeichnung Analdrüsen bald allgemein zugunsten des von Dierckx vorgeschlagenen Namens Pygidialdrüsen fallen gelassen würde.

Der Bau der Wandung des Ausleitungsrohres gleicht dem des Secretbehälters fast vollkommen; nur ist die Muskellage hier dünner als an der Blase und die Fibrillenbündel scheinen vorwiegend in der Längsrichtung der Rohres zu verlaufen.

Histologie des secretorischen Abschnittes der Pygidialdrüsen.

Betrachtet man den Drüsenschlauch bei stärkerer Vergrößerung, so erkennt man die Kerne und Binnenblasen der Drüsenzellen, die

Fig. 38.

Querschnitt durch den Drüsenschlauch der Pygidialdrüse. *b*, Basalmembran; *ch*, Chromatin; *dc*, Drüsenkanal; *dz*, Drüsenzelle; *i*, Intima; *k*, Kern; k^1, Kerne der Matrix der Chitinröhrchen; *kma*, Kerne der Matrix; *ma*, Matrix; *mp*, Membrana propria; *n*, Nucleolus; p^1, Plasma der Matrix des Chitinröhrchens; *ps*, Plasma; *s*, Spaltraum; *sc*, sekundärer Drüsenkanal; *tr*, Trachee; *ts*, Secret; *vsc*, Binnenblase mit centraler Ampulle; *vsz*, Binnenblase mit verzweigtem Chitinröhrchen; *zg*, Zellgrenzen. Vergr. 1080.

feinen Chitinröhrchen, die von den Drüsenzellen zum Centralkanal ziehen, sowie die Tracheen. Doch empfiehlt sich für das genauere Studium dieser Verhältnisse die Untersuchung von Schnittserien. Bevor wir uns dem Studium der Drüsenzellen zuwenden, sollen an Hand eines Querschnittes durch die mittlere Region des Drüsenschlauches

einige Worte über den Bau des secretorischen Abschnittes gesagt werden. Der kreisförmige Querschnitt zeigt im Innern des Drüsenschlauches den Centralkanal (Fig. 38 *sc*), ein dünnwandiges, faltenreiches Chitinrohr, das außen von seiner Matrix (*ma*) umhüllt wird. Mehr peripher und durch einen schmalen Zwischenraum vom Centralkanal getrennt, folgen die secernierenden Zellen, die durch feine Chitinröhrchen (*dc*) mit dem Centralkanal in Verbindung stehen.

Es ist nun als besonders auffallend und im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Typen der Komplexdrüsen stehend hervorzuheben, daß sich hier zwei Drüsenformen vorfinden, die sich im Bau der Binnenblase wesentlich unterscheiden. Die Drüsenzellen bilden die eigentliche Wandung des Drüsenschlauches, die mehrere Lagen von Zellen stark ist. Von den beiden Drüsenformen findet man die eine vorwiegend in der äußeren Schicht, die andre in den inneren Lagen; jedoch ist diese räumliche Sonderung nicht streng durchgeführt.

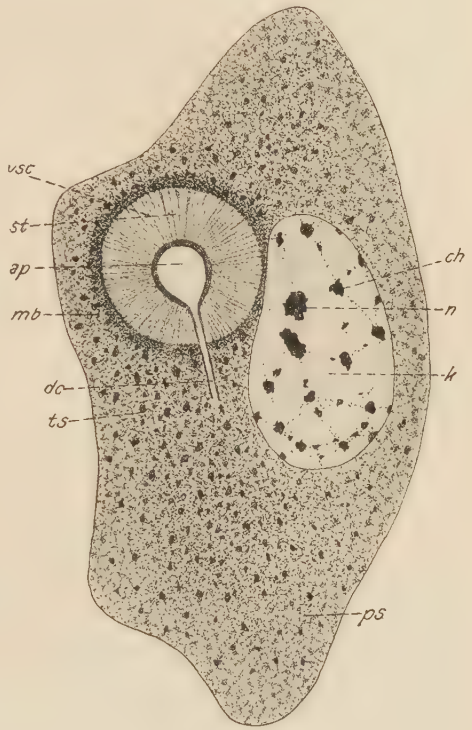


Fig. 39.

Schnitt durch eine Zelle der inneren Lage der Wandung des Drüsenschlauches. *ap*, Ampulle; *ch*, Chromatin; *dc*, Chitinröhrchen; *k*, Kern; *n*, Nucleolus; *ps*, Plasma; *st*, Strahlung in der Blase; *ts*, Secret; *vsc*, Binnenblase mit centraler Ampulle. Vergr. 2000.

Außen wird der Drüsenschlauch von einer dünnen Membran (Fig. 38 *mp*) umhüllt. Aus der Körperhöhle dringen Tracheen durch die Membran hindurch in den Drüsenschlauch und verzweigen sich zwischen den einzelnen Drüsenzellen (*tr*).

Die Drüsenzellen der inneren Schicht der Wandung des Schlauches besitzen einen Durchmesser von 30—50 μ. Sie sind oval oder unregelmäßig geformt; die benachbarten Zellen liegen dicht zusammengedrängt und platten sich gegeneinander ab. Die scharf um-

grenzten secretorischen Elemente enthalten einen hellen bläschenförmigen Kern (Fig. 39 *k*), dessen Chromatin in einem Nucleolus (*n*) und zahlreichen Brocken (*ch*) auf einem deutlich sichtbaren Kernnetz angeordnet ist. Am Totalpräparat ist zuweilen ein schön ausgeprägter Chromatinfaden zu erkennen. Gelegentlich treten auch zwei Nucleolen auf; sie bestehen nach Dierckx aus einem Haufen kleiner Chromatinkörnchen und ihre starke Färbbarkeit durch Hämatoxylin erlaubt nicht »de douter de leur nature plastinienne«. Der Durchmesser der Kerne soll nach Dierckx zuweilen die Größe von 36 μ erreichen können. So große Kerne fand ich nicht, ihr Durchmesser betrug im allgemeinen etwa 20 μ.

Das Plasma der Zellen besitzt einen anscheinend wabigen Bau. Seine netzförmige Struktur ist an der Peripherie der Zelle gut zu erkennen, während es im Innern, in der Umgebung von Kern und Binnenblase eine dichte körnige Beschaffenheit annimmt. In diesem verdichteten Plasma fallen stark färbbare Körnchen von unregelmäßiger Gestalt, die Secretkörnchen (*ts*), auf. Am frischen Objekt besitzt es granuläre Struktur; seine Einschlüsse sind nach Dierckx öliger Natur. Bei der Konservierung werden diese im Plasma suspendierten Tropfen in Form von Secretkörnchen ausgefällt. Dieselben lagern sich häufig in einer dichten Zone um die Binnenblase; daraus darf man schließen, daß die Zelle sich anschickt, ihr Secret abzugeben.

Der secretausleitende Apparat erinnert an die Verhältnisse, die wir bei den typischen einzelligen Hautdrüsen fanden. Das Chitinröhrchen (*dc*) ist an seinem Ende zu einer dickwandigen Kugel von ansehnlichem Durchmesser aufgetrieben (*ap*); bei den einzelligen Hautdrüsen besitzt es flaschenförmige Gestalt (Fig. 19). Dieser kugelig erweiterte Abschnitt des Rohres (*ap*) steckt in einer Binnenblase (*vs*), die hier ebenfalls Kugelform besitzt. Von der Wandung der Binnenblase (*mb*) gehen auffallend viel Plasmafäden (*st*) zum Chitinkanal, so daß der Raum der Binnenblase von einer sehr dichten Strahlung erfüllt ist. Die Fasern sind kräftiger und bestehen aus einem dichteren körnigeren Plasma als in den übrigen Drüsen.

Die Wandung der Blase ist eine sehr dünne Membran (*mb*); in ihr kann man dunkle Punkte erkennen, die in eine helle Grundsubstanz eingebettet sind. Diese Punkte sind die Verbindungsstellen der Plasmafäden im Innern der Binnenblase mit dem außerhalb der Blase gelegenen Zellplasma. Ob irgendeine Beziehung besteht zwischen der auffallend dichten Strahlung in der Binnenblase und dem Umstand, daß die Wandung nur eine ganz dünne Membran ist, kann ich

nicht sagen. Sehr häufig war in allernächster Umgebung der Binnenblase eine auffällige Verdichtung des Plasmas zu konstatieren. Dieser Plasmamantel der Blase erscheint auf Schnitten als ein dunkler Ring. Es liegt nun die Vermutung nahe, daß diese Plasmazone mit zur Wandung der Binnenblase gehört, so daß auch die Zellen mit centraler Ampulle die bei den Schreckdrüsen aufgefundene dichte Wandung der Binnenblase besäßen. Da aber eine scharfe Grenze der Schicht gegen das übrige Zellplasma nicht zu erkennen ist, so muß man die Zone, die übrigens auch Dierckx in seinen Figuren andeutet, zum Zellplasma rechnen.

Eine ausgesprochen strahlige Anordnung des Plasmas um die Binnenblase herum, wie sie Dierckx beschreibt, war in den von mir untersuchten Exemplaren nicht vorhanden. Das dürfte darauf zurückzuführen sein, daß mir andre Secretionsstadien vorlagen und die Zellen jene auffälligen Begleiterscheinungen der Secretausleitung also nicht zeigen konnten.

Die Drüsenzellen der äußeren Schicht der Wandung des Drüsenschlauches übertreffen im allgemeinen die Zellen der inneren Lage an Größe. In bezug auf Kern und Plasma gleichen sie den obigen so sehr, daß jene Ausführungen auch für diese gelten. Nur im Bau der Binnenblase besteht ein auffälliger Unterschied zwischen den beiden Drüsenformen.

Das ausleitende Chitinröhrchen dieser Zellen verzweigt sich an seinem Ende in zwei bis vier kurze Äste von unregelmäßiger Form; an den Verzweigungsstellen ist der Kanal schwach aufgetrieben (Fig. 40 *dcz*). In den Pygidialdrüsen von *Anchomenus* beschreibt Dierckx auffällig lange Binnenblasen, die an ihrem Ende kurze Verzweigungen aufweisen. In den Zellen der »glande annexe« von *Carabus* sind nach demselben Autor in seltenen Fällen zwei Binnenblasen (anscheinend Verzweigungen) vorhanden. Die sonst glatte Wandung des Chitinröhrchens unsrer Drüsenzellen besitzt in den Zweigen Warzen und buckelförmige Erhebungen, Ausbuchtungen (Fig. 40 *dcz*). Gegen das blinde Ende verjüngen sich die Zweige. Die Binnenblase folgt den Verzweigungen des Kanales in einzelnen Ausbuchtungen, so daß sie jetzt nicht mehr einen elliptischen Körper, sondern ein verzweigtes lappiges Gebilde vorstellt. Leydig zeichnet in seinen Figuren kleeblattartig geformte Binnenblasen.

Die Wandung der Blase ist eine deutlich zweiseitig begrenzte Membran (*mb*), wie in den Schreckdrüsen, die sich durch ihre helle Färbung von dem Zellplasma gut abhebt. Sie besitzt Durchbohrungen

(*mbp*), durch die feine Plasmafäden in die Blase eintreten (*st*) und zu den Ästen des ausleitenden Kanälchens ziehen; diese Verhältnisse stimmen also mit den bei den übrigen Komplexdrüsen beschriebenen überein. Die Ansatzstellen der Fasern sind über die ganze Oberfläche der Zweige des Chitinröhrchens verteilt. Dierckx stellt in seiner Fig. 46 die Verhältnisse so dar, als sei jeder Ast von einer besonderen allseitig abgeschlossenen Binnenblase umgeben, deren Plasmastrahlung von den blindgeschlossenen Enden der Zweige des Chitinröhrchens ausgeht. Das Schnittbild (Fig. 40) zeigt, daß die Binnenblase ein einheitlicher Raum ist, der nur Aussackungen aufweist.

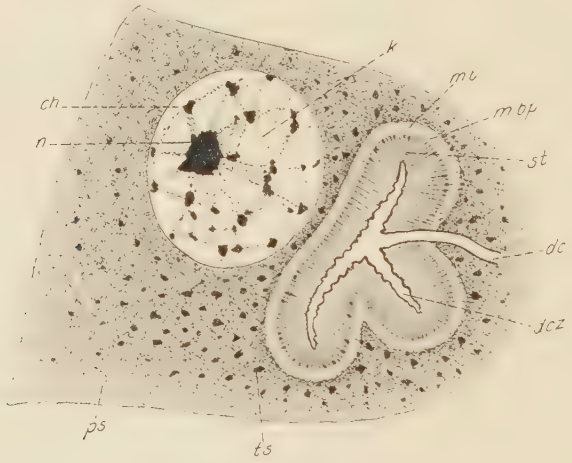


Fig. 40.

Schnitt durch eine Zelle der äußeren Lage der Wandung des Drüsenschlauches. *ch*, Chromatin; *dc*, Chitinröhrchen; *dcz*, Zweige des Chitinröhrchens; *k*, Kern; *mb*, Wandung der Blase; *mbp*, Durchbohrung der Wandung; *n*, Nucleolus; *ps*, Plasma; *st*, Strahlung in der Blase. Vergr. 2000.

Dierckx hat die bedeutende Stärke der Wandung der Binnenblase nicht bemerkt. Er zeichnet auch bei diesen Drüsen nur eine dünne Grenzlinie als Wandung. Immerhin ist zu bemerken, daß mir derartig auffällige Bilder wie in den Schreckdrüsen (Fig. 26) hier nicht begegnet sind. Wenn man erst einmal durch das Studium der Schreckdrüsen auf diese Verhältnisse aufmerksam geworden ist, dann ist auch bei diesem Objekt die Wandung deutlich zu erkennen.

Das Vorkommen der ganz verschieden dicken Wandungen in nebeneinanderliegenden Drüsenzellen entkräftet von vornherein den Einwand, daß es sich bei der Beschreibung der Binnenblase der im Prothorax gelegenen Komplexdrüse um durch die Konservierung hervorgerufene Kunstprodukte handelt. Es wäre dann unerklärlich,

daß auf einem und demselben Schnitt die Wandung der Blase der beiden Zellarten immer ihre specifische Struktur zeigt, gleichgiltig ob mit Flemmingscher Lösung oder mit Sublimat-Alkohol-Eisessig konserviertes Material vorliegt.

Die Secretion wird in diesen Drüsen einen ähnlichen Verlauf nehmen, wie in den Schreckdrüsen. Die strahlige Anordnung des Plasmas in der Umgebung der Binnenblase war an diesen Zellen etwas klarer ausgeprägt. Mit dieser Erscheinung stimmt der Umstand überein, daß im Innern der Binnenblase nur sehr wenig Secretkörnchen zu finden waren, während sie in der Umgebung der Blase reichlich angehäuft lagen; die Zellen waren im Begriff, mit der Secretausleitung zu beginnen.

Wir finden also bei den Pygidialdrüsen die bemerkenswerte Tatsache, daß der secretorische Abschnitt aus zwei Arten von Drüsenzellen besteht, die sich im Bau ihres ausleitenden Apparates stark unterscheiden. Als Parallele zu diesen Verhältnissen könnte man vielleicht die Drüsenpakete des Scheidenrohres heranziehen. Auch dort finden wir zwei verschiedene Drüsentypen, die sich am Aufbau des Paketes beteiligen, doch bleibt zu bedenken, daß wir es da nicht, wie bei den Pygidialdrüsen, mit einem einheitlichen Organ, sondern nur mit einer verhältnismäßig lockeren Vereinigung von Hautdrüsen zu tun haben.

Der Umstand, daß wir in den Pygidialdrüsen zwei Formen von Secretherden vorfinden, legt die Vermutung nahe, daß auch zwei verschiedene Secrete hervorgebracht werden. In der Tat hat Dierckx gezeigt, daß der Inhalt der Sammelblase und des Centralkanals ein Gemisch aus zwei verschiedenen Stoffen, eine Emulsion, ist. Diese Tatsache war auch Meckel schon bekannt. Dieser Forscher schreibt: »man sieht in der centralen Röhre des Follikels (Centralkanal) Öltropfen, die in einer wässerigen Flüssigkeit schwimmen«. Unter dem Mikroskop betrachtet, erkennt man zahllose kleine Fett- oder Öltröpfchen, die in einer Flüssigkeit schwimmen. Beobachtet man ohne Deckglas, so wird das Secret »bientôt ambré c'est que les gouttelettes huileuses se confondent sans doute par suite de l'évaporation du liquide accessoire«.

Leider kann man an einer frischen Drüse in den Zellen die verschiedenen Secretarten nicht unterscheiden. Es läßt sich nicht feststellen, ob das Secret in der einen Drüsenart etwa in der äußeren Schicht der Wandung des Schlauches ein Fett ist und die »wässerige Flüssigkeit« die andre Komponente der Emulsion von den Zellen der Innen-

lage abgeschieden wird. Zur Beobachtung derartig feiner Details ist die frische Drüse viel zu undurchsichtig. Hellt man das Objekt aber künstlich auf, so besteht die Gefahr, daß die Secrete durch das Reagens verändert werden und so der Beobachter zu falschen Schlüssen geführt wird.

Wenn somit die direkte Beobachtung versagt, so lassen die histologischen Befunde immerhin einige Vermutungen über die Bildungsstätte der verschiedenen Secrete zu, und diese seien hier kurz geäußert. Es ist wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die »wässerige Flüssigkeit«, nach Dierckx ein stark flüchtiger Körper, leichter im stande ist, durch eine Membran hindurch zu diffundieren, als der weniger verdunstende ölige Bestandteil des Secrets. Es wird also das flüchtige Secret die Wandung des ausleitenden Chitinröhrchens leichter passieren können als der fettige Rückstand des Secrets. Nun hatte sich in den früheren Ausführungen gezeigt, daß die Funktion der Wandung der Binnenblase darin zu erblicken sei, daß sie in der Umgebung des ausleitenden Röhrchens eine Zone gegen das Zellplasma abgrenzt, in der gesteigerte Druck- und Spannungsverhältnisse herrschen, die das Durchtreten des Secrets durch die Chitinwandung des Kanals auf dem Wege der Osmose ermöglichen oder erleichtern. Die flüchtige Komponente des Secretes wird leicht durch die Wandung des Röhrchens diffundieren können. Infolgedessen werden die Druckverhältnisse im Innern der Binnenblase jener Zellen, die dieses Secret hervorbringen, nur wenig von den im Zellplasma herrschenden abweichen. Daraus folgt, daß die Binnenblase dieser Zellen nur durch eine dünne Wandung gegen die Zelle abgegrenzt zu werden braucht.

Anders liegen die Verhältnisse bei jenen Zellen, die den weniger flüchtigen, also wahrscheinlich auch schwerer diffundierenden öligen Bestandteil des Secrets hervorbringen. In der Binnenkapsel dieser Drüsen müssen starke Spannungen herrschen, um das Secret in das Chitinröhrchen zu schaffen. Diese gesteigerten Druckverhältnisse erfordern aber einen dickwandigen Abschluß der Binnenblase, da sie sich sonst gegen den übrigen Zelleib ausgleichen würden. Folglich werden diese Drüsen, die den fettigen Bestandteil des Secrets produzieren, durch den Besitz einer dicken Wandung der Binnenblase ausgezeichnet sein.

Auf Grund dieser Überlegung vermute ich, daß die fettige Substanz des Secrets der Pygidialdrüsen in den Zellen der äußeren Lage der Wandung des Drüsenschlauches, die leicht flüchtige Substanz, »die wässerige Flüssigkeit«, in den Zellen der inneren Schicht gebildet wird.

Das Chitinröhrchen der Drüsenzellen. Von jeder secernierenden Zelle geht ein dünnes Chitinröhrchen aus, welches das Secret in den Centralkanal leitet. Nach dem Verlassen der Binnenblase beschreibt die Capillare zunächst einige Schleifen und Windungen in der Zelle; ein Schnitt kann also in einer Drüsenzelle das Kanälchen mehrmals treffen. Die Röhre tritt dann aus dem Secretherd heraus und sucht sich ihren Weg zwischen den benachbarten secretorischen Elementen hindurch; sie verläuft also intercellulär. Wenn unter dem Einfluß der Konservierungsflüssigkeit benachbarte Zellen durch schmale Zwischenräume voneinander getrennt worden sind (Fig. 38 *s*), so erkennt man deutlich, daß die Röhren (*dc*) zwischen den Zellen hindurch verlaufen. Die gleiche Auffassung vertritt auch Dierckx. Die Capillaren ziehen zum Centralkanal und durchsetzen einzeln seine Wandung.

Die Röhrchen sind von einem feinen Plasmasaum umhüllt, in dem kleine ovale Kerne liegen. Diese Matrix der Kanälchen mit ihren Kernen fanden wir schon bei den einzelligen Hautdrüsen, sowie in den übrigen Komplexdrüsen. Auch auf gleichlautende Beschreibungen in der Literatur war oben schon hingewiesen worden.

Dierckx hat die Bedeutung der kleinen Kerne nicht klar erkannt. Er deutet zwar die Möglichkeit an, daß sie vielleicht zu den feinen Kanälchen gehören, er scheint jedoch mehr geneigt zu sein, sie für die Kerne feiner bindegewebiger Membranen zu halten, die jede einzelne Drüsenzelle wie eine Tasche umhüllen. Der ganze Drüsenschlauch wird außen zweifellos von einer den Drüsenzellen dicht aufliegenden kernlosen Membrana propria umhüllt. Allerdings konnte auch Dierckx dieselbe nie isoliert, etwa durch Schrumpfung von den Drüsenzellen abgehoben, beobachten. Dieselbe ist nach außen nicht scharf konturiert, sondern geht fein zerfranst aus (*mp*). Dierckx stellt sich nun vor, daß die Membran sich eingefaltet hat und taschenartig jede Drüsenzelle umhüllt. Sie müßte dann aber auf Querschnitten durch den Drüsenschlauch mehr hervortreten, als es die tatsächlich nur vorhandenen einfachen Zellgrenzen (*zg*) tun. Dazu kommt noch folgendes. Bei Färbung nach van Gieson nimmt die Membrana propria einen intensiv roten Ton an, ist also höchstwahrscheinlich bindegewebiger Natur. Wären die Zellgrenzen Einfaltungen der Membran, so müßten auch sie diese Färbung zeigen. In Wirklichkeit ist aber zwischen den Drüsenzellen nicht die leiseste Spur einer Rotfärbung zu erkennen.

Die Zugehörigkeit der kleinen Kerne zur Matrix der Kanälchen geht klar aus solchen Schnitten hervor, in denen die Röhrchen frei in einem Spalt-(Schrumpfungs-)raum zwischen benachbarten Zellen

verlaufen (Fig. 38 *s*). Die Kerne *k'* liegen dann den Röhrchen direkt auf; sie sind in den feinen Plasmasaum *p'* eingebettet, der dieselben umhüllt.

Der Centralkanal des Drüsenschlauches ist, wie schon zu Beginn dieses Kapitels bemerkt wurde, ein Teil des sekundären Ausleitungskanals der Komplexdrüsen; er ist also eine Einstülpung der Körperdecke. Seine Wandung, die tiefe Falten und Vorwölbungen in das Lumen des Kanals hinein aufweist (Fig. 38 *sc*), läßt an Querschnitten die drei Bestandteile der Körperwand, Chitindecke, Matrix und Basalmembran erkennen. Die chitinöse Intima (*i*) ist stark gefaltet und fein lamellös strukturiert. Die Matrix (*ma*) besteht aus flachen Zellen, deren Grenzen nicht gut zu erkennen sind. Die helle Intima ist gegen das dunkel gefärbte dichte Plasma der Matrix scharf abgesetzt. Die kleinen bläschenförmigen, ovalen Kerne (*kma*) derselben sind chromatinarm. Die Basalmembran (*b*) grenzt das Epithel des Kanals gegen die Drüsenzellen hin ab. Der Centralkanal nimmt die ausleitenden Chitinröhrchen sämtlicher secernierender Zellen der Pygidialdrüse auf und führt das Secret der Sammelblase zu.

Physikalisch-chemische Natur des Secrets. Es war oben bereits gesagt worden, daß das Secret als eine Emulsion anzusprechen ist; Tropfen einer fettigen Substanz sind in einer wässerigen Flüssigkeit suspendiert. Diese letztere ist leicht flüchtig; es bleibt ein dunkel gefärbter Rückstand, wenn die flüchtige Substanz aus dem Secret verdunstet. Dierckx untersuchte das Verhalten dieses Rückstandes zu den verschiedensten Reagenzien. Das Secret bringt auf Stärkepapier einen dauernden Fleck hervor; es reduziert die Osmiumsäure, wird von Pottasche verseift und bildet mit Säuren wieder Emulsionen. Der Rückstand ist in konzentriertem Alkohol, Äther, Chloroform und Schwefelkohlenstoff löslich. Bei Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure färbt er sich rot. Aus diesen Angaben geht hervor, daß der weniger flüchtige Teil des Secrets eine fettige ölige Substanz ist. Sehr auffällig ist die Tatsache, daß das Secret schwerer als Wasser ist; bringt man einige Tropfen des Secrets in Wasser, so sinken diese sofort auf den Boden des Gefäßes. Im allgemeinen sind die Fette leichter als Wasser, schwimmen also auf ihm. (Funktion der Drüse s. S. 499).

Die Zusammensetzung des Secrets der Pygidialdrüsen aus zwei Komponenten bietet nichts Befremdendes und ist kein Ausnahmefall. Ähnliche Angaben liegen aus verschiedenen Insektenordnungen vor. Es ist z. B. schon lange bekannt, daß das Secret der Spinndrüsen der Seidenraupe aus mehreren Elementen zusammengesetzt ist. Fauré-Fremiet unterscheidet in dem Secret der Lippendrüse der Hydro-

cores drei verschiedene Substanzen, ein Fett und zwei in Alkohol unlösliche Körper. Blunck zeigt in den Schreckdrüsen (Zweiter Teil), daß auch deren Secret aus zwei Komponenten zusammengesetzt ist. Bei diesen Drüsen ist aber, wie in einem früheren Abschnitt gezeigt wurde, nur eine einzige Form von Drüsenzellen vorhanden.

Die morphologische Deutung der Pygidialdrüsen.

Die Pygidialdrüsen sind zweifellos die höchst organisierte Drüsenform unsers Käfers. Es bleibt nur noch die Frage zu beantworten, wie sich die komplizierten Bildungen auf niedere Drüsenformen, also auf die bereits besprochenen, zurückführen lassen. Da finden wir, daß sie den pseudoacinösen Drüsen am nächsten stehen. Das erhellt aus der Anordnung der secernierenden Zellen im secretorischen Abschnitt der Drüsen. In den Pseudoacini dieser Drüsen waren die einzelligen Secretherde in der Wandung der kurzen Drüsensäcke angeordnet (Fig. 31 *Drs*). Auch in den Pygidialdrüsen bilden, wie wir oben gesehen haben, die Drüsenzellen die eigentliche Wandung des Drüsenschlauches. Die zahlreichen Drüsensäcke der pseudoacinösen Drüsen sind bei den Pygidialdrüsen bis auf einen reduziert worden. Da aber die Zahl der Drüsenzellen bei den Pygidialdrüsen eine sehr viel größere als bei den pseudoacinösen Drüsen ist, so muß der einzige Pseudoacinus, der nun alle secretorischen Elemente der Drüse enthält, eine außerordentliche Entwicklung erfahren; in der Tat ist ein Drüsensack der pseudoacinösen Drüse nur 0,38 mm lang, während der Drüsenschlauch der Pygidialdrüse eine Länge von 60 mm besitzt. Die außerordentliche Steigerung der Zahl der secretorischen Elemente und die damit bedingte Volumenvergrößerung, insbesondere die große Längenausdehnung des Pseudoacinus machen einige Änderungen des Baues des Drüsenschlauches nötig, die eine Vervollkommnung der einfachen Säcke der pseudoacinösen Drüsen bedeuten. Bei diesem letzteren bilden die Drüsenzellen nur eine einschichtige Wandung der Pseudoacini (Fig. 31 *dz*). In den Pygidialdrüsen besteht die Wandung des Drüsenschlauches aus mehreren Lagen von Secretherden (Fig. 38 *dz*).

Im Innern der Pseudoacini der Drüsen des Mesothorax vereinigen sich die chitinösen Ausleitungskanälchen aller Drüsenzellen des Pakets zu einem Bündel (Fig. 31 *dc*) und ziehen zu dem Zweige des sekundären Ausleitungskanals (*sz*); derselbe reicht nicht bis an die Drüsensäcke, sondern die chitinösen Röhrchen kommen ihm auf halbem Wege entgegen und vereinigen sich mit ihm in einiger Entfernung vom Drüsensäckchen (Fig. 31).

Für die Pygidialdrüsen wäre eine derartige Anordnung von Chitinröhrchen und sekundärem Ausleitungskanal wenig glücklich. Wenn in den Pygidialdrüsen jede einzelne secernierende Zelle ihr Secret durch ein besonderes Röhrchen bis in den Sammelbehälter (Fig. 36 *rs*) leiten sollte, so müßten die Zellen des oberen Endes des Drüsenschlauches außerordentlich lange (eventuell 60 mm) Capillaren bilden. Bei der großen Zahl der Secretherde würde das Bündel der gesamten Chitinröhrchen so umfangreich werden, daß es in dem unteren Abschnitt des Drüsenschlauches, in der Nähe seiner Mündung in den Secretbehälter, keinen Platz mehr in dem engen Lumen des Drüsenschlauches haben würde. Diese Schwierigkeiten werden umgangen, indem ein Ast des sekundären Ausleitungskanals in den Drüsenschlauch eindringt und ihn als gemeinsames Sammelrohr des Secrets aller Drüsenzellen bis an sein blindgeschlossenes Ende durchzieht. Diese Verlagerung des sekundären Ausleitungskanals in das Innere des Drüsenschlauches bedeutet eine Weiterentwicklung der Pygidialdrüsen über die pseudoacinösen Drüsen hinaus.

Es gibt nun Drüsen, allerdings nicht bei *Dytiscus*, sondern bei einem andern Adephagen, welche eine Übergangsstufe von der Form der pseudoacinösen Drüsen zum Typ der Pygidialdrüsen des *Dytiscus* darstellt. Es handelt sich um die von Dierckx beschriebenen Pygidialdrüsen von *Chlaenius velutinus*. Der secretorische Abschnitt dieses Organs besteht aus zahlreichen Pseudoacini, ganz wie bei den Drüsen des Mesothorax von *Dytiscus*. In das Innere dieser einzelnen Drüsensäcke ist je ein Zweig des sekundären Ausleitungskanals eingedrungen. Diese Pseudoacini lassen also in den wesentlichen Zügen den Bau des Drüsenschlauches der Pygidialdrüsen von *Dytiscus* erkennen.

Im allgemeinen findet man eine Anordnung der secretorischen Elemente in der Wandung eines langen Schlauches vorwiegend bei den ghiandole pluricellulari semplici. So bilden z. B. die Spinndrüsen der Raupen von *Bombyx mori* lange schlauchförmige Organe. Es besteht aber zwischen diesen Drüsen und dem secretorischen Abschnitt der Pygidialdrüsen ein grundlegender Unterschied, insofern als bei *Dytiscus* jede einzellige Drüse ein chitinöses Ausführungsrohr besitzt. Der im Centrum des Drüsenschlauches verlaufende gemeinsame Secretkanal ist bei *Dytiscus* nicht von der Gesamtheit der Drüsenzellen ausgeschieden worden, sondern der Centralkanal ist, wie schon mehrfach betont wurde, ein Abschnitt des sekundären Ableitungsapparates. Wegen seiner eigentümlichen Lage ganz im Innern des Drüsenschlauches

wurde er in den obigen Ausführungen gemeinsam mit dem secretorischen Abschnitt als Drüsenschlauch bezeichnet und ihm das mit einem Secretbehälter versehene Ausleitungsrohr gegenübergestellt. Wo also in den obigen Ausführungen der Ausdruck Drüsenschlauch in diesem Sinne verwandt wurde, war immer im Auge behalten worden, daß der Drüsenschlauch aus den secretorischen Elementen und einem Abschnitt des sekundären Ausleitungsganges der Drüse zusammengesetzt ist.

Aber nicht allein in bezug auf die gröbere Morphologie des secretorischen Abschnittes haben die Pygidialdrüsen eine Weiterentwicklung über die pseudoacinösen und Schreckdrüsen hinaus erfahren, sondern auch in dem specifischen histologischen Bau ihrer beiden Drüsenzellformen dokumentiert sich die höhere Organisationsstufe dieser Komplexdrüsen. Wir finden in den Pygidialdrüsen zwei Formen von Drüsenzellen, die einige weitere interessante Modifikationen des Bauplanes der einzelligen Hautdrüsen bilden, und in ihrem Vorkommen allein auf dieses Organ beschränkt sind.

Würde also schon allein die höhere Organisation des secretorischen Abschnittes uns berechtigen, die Pygidialdrüsen als die höchst entwickelten Komplexdrüsen des *Dytiscus* anzusprechen, so läßt sich noch zeigen, daß auch hinsichtlich des sekundären Ausleitungsapparates die Pygidialdrüsen diese Stellung verdienen.

Der durch Einstülpung der Körperwand entstandene sekundäre Ausleitungskanal zerfällt in zwei Teile. Er besteht, wie oben schon ausgeführt wurde, aus einem weiten Rohr, (Fig. 36 *sc*), welches mit einer blindsackartigen Erweiterung (*rs*), einer Secretblase, versehen ist. Dieser Abschnitt entspricht dem unverzweigten Stammstück des Ausleitungskanals der pseudoacinösen Drüsen (Fig. 31 *sc*). Die Ausstattung dieses Abschnittes mit einer Blase, die eine Eigenmuskulatur aufweist, bedeutet aber einen Fortschritt gegenüber dem Ausleitungskanal jener Komplexdrüsen. Der zweite Abschnitt, der Centralkanal, entspricht, wie oben schon ausgeführt wurde, den Zweigen des sekundären Ausleitungsapparates der pseudoacinösen Drüsen.

Außerdem dokumentiert die reichere Gliederung in Ausleitungsrohr, Secretbehälter und Centralkanal des Drüsenschlauches die Weiterentwicklung auch dieses Abschnittes über die Schreckdrüsen hinaus.

Auf Grund dieser verschiedenen Momente sind die Pygidialdrüsen als die höchst entwickelte Drüsenform unsers Käfers anzusprechen.

d. Die segmentale Anordnung der Komplexdrüsen.

Eine sehr auffällige Eigenschaft der Komplexdrüsen ist ihre segmentale Anordnung im Körper von *Dytiscus marginalis*. Paarweise treten sie im Prothorax, Mesothorax und in den Abdominalsegmenten 1—7 und im Analsegment auf. Im Metathorax und im ansehnlich entwickelten achten Abdominalsegment fehlen die Drüsen.

Es liegen in der Literatur eine Reihe von Angaben über segmental angeordnete Drüsenbildungen bei Insekten vor, von denen folgende hier angeführt werden mögen: Henseval veröffentlichte 1895 eine vergleichende Untersuchung über »Les Glandes de Gilson an *Phryganea grandis*, mehreren *Limnophilus*-Arten und *Anabolia nervosa*. Die Drüsen stimmen bei den genannten Formen darin überein, daß sie paarige stark verästelte schlauchförmige Organe vorstellen, die in den Thoraxsegmenten vorkommen. Die Ausleitungskanäle vereinigen sich zu einem unpaaren Gang, der in der Mittellinie der Ventralseite mündet. Der histologische Bau dieser Drüsen weicht von dem der Komplexdrüsen des *Dytiscus* ganz bedeutend ab; es fehlt den einzelnen Drüsenzellen das ausleitende Kanälchen mit seiner Binnenkapsel. Die secretorischen Elemente sind vielmehr alle um einen central gelegenen Ausleitungskanal angeordnet, der die ganze Länge des Drüsenschlauches durchzieht (Ghiandole pluricellulari semplici). Die Entleerung des Secrets erfolgt durch die chitinisierte Wandung in das Lumen des centralen Ganges. Henseval erblickt in diesen Drüsen »phylogenetisch alte Erbstücke von den wurmähnlichen Vorfahren der Insekten (Arthropoden). Sie sind die modifizierten Segmentalorgane.«

Auch Sulc (1909) beschreibt bei den Larven der Cocciden zusammengesetzte Drüsen in den beiden ersten Abdominalsegmenten. Die secretorischen Elemente bilden die Wandung einer umfangreichen Blase, des Reservoirs. Diese Drüsen glaubt Sulc »mit den Coxaldrüsen und eventuell mit Nephridialüberbleibseln homologisieren zu können«.

Viel ausgeprägter ist die segmentale Anordnung der Häutungsdrüsen von *Bombyx mori*, die Verson entdeckt und zuletzt 1911 in einer Arbeit zusammenfassend beschrieben hat. »Bis zur Verpuppung finden sich bei *Bombyx mori* die Exuvialdrüsen in der ständigen Zahl von 15 Paaren vor.« Zwei Paare liegen in jedem Thoraxsegment, je ein Paar in den Abdominalsegmenten 1—7 und zwei Paare in dem achten Bauchring. In jedem Segment des Thorax mündet eine Drüse über dem Stigma, die zweite am Grunde der Extremität. In den

Abdominalsegmenten sind die Drüsen direkt über dem Stigma angeordnet; nur im achten Segment ist auch eine Drüse unter dem Stigma vorhanden. Die vier Drüsen des letzten Abdominalsegmentes werden bei der Häutung in die Puppe resorbiert.

Die Häutungsdrüsen von *Bombyx mori* sind dreizellige Gebilde. Sie bestehen aus einem einzelligen Secretherd und aus zwei Zellen, welche einen Ausleitungskanal für das Secret bilden.

Ganz ähnliche Häutungsdrüsen hat Plotnikow (1904) bei *Bombyx*, bei *Smerinthus*, *Gastropacha pini*, *Phalera bucephala* beschrieben. Zahl und Anordnung der Drüsen erinnert an die Verhältnisse bei *Bombyx mori*. R. Schulze hat 1912 eine kurze Arbeit »Über Verson-Drüsen bei Lepidopteren« erscheinen lassen.

Über das Vorkommen segmental angeordneter Drüsen bei Coleopterenlarven berichtet zunächst Claus, der bei *Lina populi* im Thorax und Abdomen Drüsen fand, die mit den Schreckdrüsen des *Dytiscus* gewisse Ähnlichkeit haben. Plotnikow beschreibt in seiner oben erwähnten Arbeit segmental angeordnete Häutungsdrüsen bei *Chilocorus renipustulatus* und einigen nicht näher bestimmten Coccinellidenlarven. Ferner hat Giacosa derartige Anordnungen von Drüsen bei *Agelastica Alni* beobachtet. Schließlich sei noch die Angabe von Georgévitch (1898) erwähnt, wonach bei *Ocypus olens* ein Paar Drüsen im Kopf, drei Paar im Thorax und zehn Paar im Abdomen vorkommen. Diese Drüsen bestehen aus einer großen Zahl von fingerförmigen Röhren, die zuweilen am blinden Ende gegabelt sind. Die Schläuche besitzen ein kleines Lumen, welche von einer chitinösen Intima ausgekleidet wird. Die Wandung des Rohres wird von Drüsenzellen gebildet.

Georgévitch wendet sich entschieden gegen die von Henseval vertretene Auffassung, daß jene segmental angeordneten Drüsen modifizierte Segmentalorgane seien.

In den aufgeführten Beispielen hat man die Drüsen nur bei den Larven gefunden. *Dytiscus marginalis* ist meines Wissens der einzige bisher bekannte Coleopter, der eine so ausgeprägte segmentale Anordnung seiner Drüsen als Imago erkennen läßt.

Bei der Besprechung der verschiedenen Formen von zusammengesetzten Drüsen unsers Käfers war immer besonderer Nachdruck darauf gelegt worden, daß der secretorische Abschnitt aller Drüsen aus einzelligen Hautdrüsen aufgebaut ist. Geht man die oben aufgestellte Reihe der Drüsen aufwärts durch, so kann man verfolgen,

wie der secretorische Abschnitt zunächst nur aus Haufen typischer einzelliger Hautdrüsen besteht, wie dann diese Elemente sich zu einzelnen Gruppen, Paketen, vereinigen, die ihrerseits schließlich eine komplizierte Anordnung der Zellen in den Pseudoacini aufweisen können. Immer aber sind es einzellige Hautdrüsen, also modifizierte Hypodermiselemente, welche die Bausteine der einfachsten, wie der kompliziertest gebauten Drüsen bilden. Bei *Dytiscus* kann über die Zurückführung der Komplexdrüsen auf die Hypodermis, d. h. auf Hautdrüsen, kein Zweifel bestehen. Allein auf Grund der segmentalen Anordnung Beziehungen zu den Segmentalorganen der Würmer konstruieren zu wollen, dürfte insofern unstatthaft sein, als auch sehr primitive Drüsenbildungen, deren nahe Verwandtschaft zu den einzelligen Hautdrüsen klar auf der Hand liegt, wie die Häutungsdrüsen von *Bombyx mori*, eine ausgesprochen segmentale Anordnung aufweisen können. Die regelmäßige (segmentale) Anordnung der Drüsen dürfte bei *Dytiscus* dadurch zu erklären sein, daß sie an den betreffenden Stellen notwendig gebraucht werden.

e. Die Entwicklung der Komplexdrüsen.

Schon bei Besprechung der einzelligen Hautdrüsen war erwähnt worden, daß Drüsen des Leydigschen Typ in den Larven unsers Käfers nicht vorkommen. Auch die Komplexdrüsen würde man in Larven des ersten und zweiten Stadiums vergeblich suchen. Auch in dem dritten Stadium fehlt jede Spur der Drüse während des Wasserlebens der Larve. Zu der Zeit jedoch, wenn die Larve das Wasser verläßt, um sich in die Erde zu vergraben, erfolgt die Anlage der Drüse. Ihre Entwicklung muß sehr rasch erfolgen, denn sie war auf Schnitten durch eine Larve, die vor 4 Tagen das Wasser verlassen hatte, schon vollständig ausgebildet. Die Anlage erfolgt also zu der Zeit, wenn sich die Häutung in der Larve vorbereitet.

Die Loslösung der Hypodermis von der Cuticula beginnt schon, wenn die Larve das Wasser verläßt; auf Schnitten durch eine Larve, die konserviert wurde, als sie im Begriff war, das Wasser zu verlassen, hatte sich die Hypodermis schon streckenweise von der Cuticula gelöst. Besonders auffällig war diese Erscheinung an der Tracheenmatrix einer etwas älteren Larve zu beobachten (Fig. 35), die sich zur Bildung des viel größeren Puppenstigmas (*sap*) weit von der Intima des Stigmenhalses der Larve (*sal*) zurückgezogen hatte (Fig. 35 *a*). Gegen diese frühzeitige partielle Loslösung der alten Cuticula (c^1) spricht aber keineswegs der Umstand, daß die Larve noch tagelang nach dem Ver-

lassen des Wassers zunächst umherkriecht, sich dann in die Erde einwühlt und dort den Puppenkessel baut. Die epitheliale Sehne und die ihr benachbarten Partien der Hypodermis bleiben, wie man auf Schnitten sehen kann, länger mit der alten Cuticula in Verbindung als andre Teile der Hypodermis, z. B. die Matrix der Tracheen. Da also die Muskelinsertion von der beginnenden Häutung vorläufig nicht betroffen wird, so kann sich die Larve ihrer Muskeln noch sehr wohl zu den oben erwähnten Bewegungen bedienen. Übrigens liegen Angaben in der Literatur vor, die das gleiche Verhalten der Muskeln während der Häutung bei andern Insekten beschreiben.

Die Drüsen entstehen zweifellos durch Einstülpung der Hypodermis von der Körperoberfläche aus. Diese Anschauung vertreten die meisten Autoren. Dierckx hat die einzelnen Vorgänge, welche sich im Verlauf der Entwicklung der Pygidialdrüsen abspielen müssen, an Hand schematischer Figuren erläutert.

Den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis für diese Theorie der Bildung der Drüsen durch Einstülpung erbrachte eine Reihe von Autoren, welche die Anlage der Speicheldrüsen einiger Insekten an Embryonen verfolgten. Grassi, Bürger, Carrière, Graber und Heymons stimmen, wie ich Berlese entnehme, darin überein, daß die Anlage der Drüsen als eine Einstülpung der Hypodermis erfolgt.

Bei *Dytiscus* werden die Drüsen im dritten Larvenstadium angelegt. Um die Entwicklung der Gebilde zu verfolgen, wurde eine Reihe von Larven in verschiedenen Zeitabständen von dem Augenblick, wo sie das Wasser verlassen, konserviert. Der Untersuchung stellten sich aber große Schwierigkeiten in den Weg. Der außerordentlich harte Chitinpanzer der alten Larven des dritten Stadiums bereitet beim Schneiden große Mühe; trotz aufgewandter großer Sorgfalt gelang es nicht, brauchbare, d. h. lückenlose Schnittserien herzustellen. Ein Abpräparieren des Chitins ist unmöglich, weil man dabei unfehlbar die Hypodermis verletzt. Die neue Cuticula ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht abgeschieden, so daß die Hypodermis vollständig ungeschützt unter der alten Cuticula liegt. Die Untersuchung des lückenhaften Materials konnte natürlich kein klares Bild von den Vorgängen geben. Meine Bemühungen scheiterten also an der technischen Schwierigkeit, welche das Schneiden der alten Larve bereitet.

Nur soviel konnte mit Sicherheit festgestellt werden, daß die Drüsen in den ersten Tagen nach dem Verlassen des Wassers angelegt werden. An einer Larve, die seit 4 Tagen an Land lebte, waren dieselben schon vollkommen entwickelt. Allerdings war von der Chitin-

auskleidung des Ausleitungskanals noch nichts zu sehen, da die Abscheidung des Chitins in dieser Larve überhaupt noch nicht begonnen hatte.

Bei der Häutung der Larve und ihrem Übergang in die Puppe sind alle Drüsen vollständig angelegt. Ob sie aber zu diesem Zeitpunkt Secret absondern, ist nicht mit Bestimmtheit zu sagen. Die große Schwierigkeit, die sich dem Studium der Histologie der Drüse entgegenstellt, besteht, wie oben schon gesagt wurde, in der Härte des Chitins der alten Larven des dritten Stadiums. Es ist außerordentlich schwer, genügend dünne Schnittserien herzustellen, die eine histologische Untersuchung ermöglichen.

Günstiger liegen die Verhältnisse bei der Puppe, wo man in den Drüsenzellen die verschiedensten Secretionsstadien finden kann. Natürlich gilt das, was über Bau und Lage der Komplexdrüsen des Käfers gesagt wurde, mit geringen Einschränkungen auch für die Puppe. Eine Besonderheit der Lage der Drüse in der Puppe verdient Erwähnung.

Das Abdomen der Puppe ist walzenförmig und besitzt nicht die dorsoventrale Abplattung des Käferabdomens. Ein Querschnitt durch den Hinterleib der Puppe zeigt eine elliptische, fast kreisförmige Begrenzungslinie. Die Gelenkhaut zwischen den Tergiten und den Pleuren ist bei der Puppe also nicht zur Bildung der Längsfalte am Außenrande des Abdomens eingesenkt, sondern sie macht den am stärksten gekrümmten Teil der Ellipse aus. Mithin liegt auch die Mündung des sekundären Drüsenkanals frei auf der Körperoberfläche, ist also nicht wie bei der Imago in jene tiefe Rinne der Rückendecke versenkt.

Diese Verhältnisse sollen die beiden Querschnitte Fig. 35 *a* und *b* erläutern. Die Schnitte sind durch eine Larve geführt, die vor der Häutung in die Puppe steht. Die alte Larvencuticula (c^1) ist schon losgelöst, die alte Tracheenintima (*tri*) liegt noch in dem neugebildeten Puppenstigma und läßt die Gestalt des alten geschlossenen Stigmenhalses der Larve (*sal*) erkennen. Der Stigmenhals ist schräg abgeschnitten. Sein Ende ist in Fig. 35 *b* zu sehen. Dieser Schnitt ist etwas weiter caudalwärts geführt, als der in Fig. 35 *a* gegebene. Man erkennt, daß die Drüse hinter dem Puppenstigma, aber in gleicher Höhe wie dieses, auf der stark gekrümmten Rückendecke des Abdomens liegt. Auf diesen Punkt wird weiter unten in einem andern Zusammenhang noch einmal eingegangen werden.

f. Die Funktion der Komplexdrüsen.

Von den segmental angeordneten Komplexdrüsen sind die im Prothorax gelegenen von Blunck eingehend auf ihre physiologische Bedeutung untersucht worden. Aus einer Mitteilung im zoologischen Anzeiger geht hervor, daß Blunck in diesen Drüsen ein Verteidigungsmittel des Käfers gegen seine größeren Feinde erblickt.

Für die übrigen Komplexdrüsen ist diese Deutung nicht angängig. Ein Versuch, die Bedeutung dieser Drüsen aus der Natur des Secretes zu erschließen, scheiterte an der Unmöglichkeit, größere Mengen des Secrets zu erhalten. Nur soviel scheint klar zu sein, daß das Secret fettartigen Charakter besitzt. Man ist also gezwungen, aus der Lage und Anordnung der Drüse im Körper und ihren Beziehungen zu andern Organen Schlüsse auf ihre eventuelle Funktion zu ziehen. Ein derartiges Verfahren besitzt naturgemäß spekulativen Charakter, weshalb ich das Folgende nur unter Vorbehalt äußere.

Innige Beziehungen scheinen zwischen den Stigmen und den Drüsen zu bestehen. Die Lageverhältnisse von Drüse und Stigma des ersten Abdominalsegmentes (Fig. 32) lassen vermuten, daß das Secret eine fettartige Substanz sein dürfte, welches den Reusenapparat des Stigmas imprägniert, um das Eindringen von Wasser in die Tracheen zu vermeiden.

Haben die Komplexdrüsen wirklich diese Funktion, so ist ihre Lage in den übrigen Abdominalsegmenten unpraktisch, weil das Secret die Haare viel besser benetzen könnte, wenn die Drüsen an dem nach innen gewandten, höher gelegenen Rande des Stigmas mündeten. Auch die Lage der Drüse im Mesothorax unter dem Stigma wäre unter diesen Umständen sehr ungünstig, weil das Secret so niemals an die Haare des schornsteinartig in den Gelenkraum zwischen Pro- und Mesothorax hervorragenden Stigmas gelangen kann. Ferner ist unter dieser Voraussetzung das Fehlen der Drüsen im achten Abdominalsegment ganz unerklärlich, weil diese Stigmen genau so gebaut sind, wie die übrigen abdominalen Stigmen und einer Einfettung ihres Reusenapparates ebenso wie die andern bedürfen würden. Die oben gemachte Annahme über die Funktion der Drüse muß also falsch sein; schließlich ist ja auch eine Einfettung der Stigmenhaare als Schutz gegen das Eindringen von Wasser in die Tracheen bei den abdominalen Stigmen ganz unnötig, weil sie sich in die Atemhöhle, in die lufterfüllte Kammer zwischen Elytren und Rückendecke des Käfers, öffnen, also mit Wasser nie in Berührung kommen.

Fällt somit die Ansicht, daß eine direkte Beziehung zwischen Drüsen und Stigmen besteht, so bleibt immer noch eine Beziehung zwischen Drüsen und Atmung, und somit indirekt zu den Stigmen als möglich bestehend.

Bekanntlich benutzt der Käfer in Anpassung an sein Wasserleben den Raum zwischen Elytren und Rückendecke des Abdomens als Atemhöhle, in der er Luft speichert, die ihm einen längeren Aufenthalt unter Wasser ermöglicht. Der Luftwechsel geschieht zwischen dem hinteren Rande der Elytren und der Rückendecke des letzten sichtbaren Abdominalsegmentes hindurch.

Nun hat schon Dierckx in seiner interessanten und eingehenden Untersuchung der Funktion der Pygidialdrüsen erklärt: »La glande pygidienne est destinée à faciliter la fonction respiratoire«. Und zwar sondern nach Dierckx die Pygidialdrüsen ein Fett ab, welches in einer dünnen Lage die Elytren, besonders die Ränder der Elytren überzieht und das Eindringen des Wassers zwischen den Pleuren und den Epipleuren der Elytren hindurch unmöglich macht. Sogar die weichen Flügel, die Innenseite der Elytren, sowie die Rückendecke des Abdomens benetzen sich nur schwer, weil sie von einer dünnen Fettschicht überzogen sind. Das Secret der Pygidialdrüsen wird auf folgende Weise von seiner Austrittstelle am Analende aus über den ganzen Hinterleib verbreitet: Der Käfer verreibt nach der Beobachtung von Dierckx das Secret mit seinen Schwimmfüßen über den ganzen Hinterleib, indem die starren Haare des Tarsus dabei wie Bürsten wirken.

Die Verbreitung des Secrets über die vorderen Segmente des Abdomens ist so aber nicht gut denkbar. Vor allem entstehen Schwierigkeiten, wenn man sich klar machen will, wie das Secret in die Atemhöhle hineingelangt und dort die Wände überzieht, wenn man mit Dierckx die Pygidialdrüsen als seine einzige Quelle ansieht.

Diese Schwierigkeiten fallen weg, wenn man annimmt, daß jenes Secret, welches die Innenseite der Wandung der Atemhöhle überzieht und die Abdichtung zwischen Pleuren und Epipleuren bewirkt, aus den segmental angeordneten Komplexdrüsen der Abdominalsegmente 1—7 stammt.

Bei starken Atembewegungen muß das Secret infolge der gegebenen Lage der Drüsen zwischen Pleuren und Epipleuren gelangen. Bei dem bekannten Bestreben der Fette, sich auf ihrer Unterlage auszubreiten, ist es weiterhin sehr wohl verständlich, daß die Wandung der Atemhöhle und die weichen Flügel von einer dünnen Fettschicht

überzogen sind, da 14 ansehnliche Drüsen ständig ihr Secret in diesen Raum hinein absondern. Höchst wahrscheinlich unterstützen die segmental angeordneten Komplexdrüsen die Pygidialdrüsen in ihrer Funktion. Das Secret der Pygidialdrüsen wird vornehmlich zur Einfettung des hinteren Abschnittes des Abdomens dienen. Infolgedessen sind in den letzten Segmenten die pseudoacinösen Drüsen überflüssig. Tatsächlich finden wir sie nur in den sieben ersten Segmenten, während sie in dem achten und den folgenden fehlen.

Die Funktion der im Mesothorax gelegenen Drüse müßte man sich dann so vorstellen, daß ihr Secret die Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax und besonders die Kanten der harten Skelettringe der beiden Thoraxsegmente einfettet. Dadurch würde ein fester Schluß des Prothorax gegen den Mesothorax bewirkt, und das erste thoracale Stigma käme so ebenfalls wie die abdominalen Stigmen in einen Raum zu liegen, der gegen das Eindringen von Wasser allseitig gut abgedichtet wäre. Dieser feste, luftdichte Abschluß der Gelenkhöhle zwischen Pro- und Mesothorax kann dauernd erhalten bleiben, weil dieses Stigma im Wasser nicht funktioniert, sondern nur beim Fliegen in Tätigkeit tritt.

Gegen diesen Erklärungsversuch spricht aber anscheinend das Fehlen der Drüse im Metathorax. Man kann diesen Einwand leicht durch folgende Erwägung abschwächen. Das zweite thoracale Stigma, das zwischen Meso- und Metathorax liegt, ist durch seinen besonderen Bau gegen das Eindringen des Wassers besser geschützt, als die übrigen Stigmen. Es vermag seine Öffnung mit den weichhäutigen lippenförmigen Stigmenrändern fest zu verschließen. Dieses Stigma braucht also nicht in eine gut abgedichtete Luftkammer eingeschlossen zu werden. Eine Drüse, die ihr Secret in die Gelenkfalte zwischen Meso- und Metathorax ergießen würde, wäre also überflüssig, Auch dieses Stigma funktioniert nur beim Flug und ist im Wasser fest geschlossen.

Nun könnte man gegen diese Ausführungen einwenden, daß die Drüsen schon zu einer Zeit angelegt werden und funktionsfähig sind, wo die Elytren noch kurze häutige Säckchen bilden, wo also die Atemhöhle überhaupt noch nicht besteht und die Puppe noch in der Erde vergraben lebt, also mit Wasser gar nicht in Berührung kommt. Diesem Umstand ist wohl kaum besondere Bedeutung beizumessen. Es werden ja, wie oben schon auseinandergesetzt wurde, alle Drüsen des Leydigschen Typ bei der Häutung der Larve in die Puppe angelegt. Die frühe Bildung der pseudoacinösen Drüsen erklärt sich nun sehr einfach

dadurch, daß ihre Herausdifferenzierung aus der Hypodermis zu jener Zeit erfolgen muß, wo eben am ganzen Körper die tiefgreifenden Veränderungen, die Herausbildung des Käferkörpers aus der Larve, stattfinden.

Fällt nun auch der eigentliche Zweck des Secrets der Komplexdrüsen, eine Abdichtung der Atemhöhle zu bewirken, bei der Puppe weg, so bleibt immer noch die primäre Funktion der Drüse, nämlich die Einfettung der Körperdecke, bestehen. Die Komplexdrüsen würden also gemeinsam mit den Hautdrüsen einen fettigen Überzug der Körperoberfläche liefern. Die weiter oben beschriebene Lage der Mündung in der stark gekrümmten dorsalen Seite des walzenförmigen Abdomens der Puppe begünstigt die Verbreitung des Secrets über einen großen Bezirk der Körperoberfläche. Da die Puppe nur eine relativ dünne Cuticula besitzt, so ist ein solcher Fettüberzug der Puppe von großem Vorteil, da er sie gegen die schädigenden Einflüsse der Bodenfeuchtigkeit schützt. Daß die Drüse in erster Linie in inniger Beziehung zum Wasserleben von *Dytiscus* steht, geht auch schon daraus hervor, daß derartige Bildungen bei Landkäfern nicht beschrieben sind.

Ich fasse daher meine Meinung von der Bedeutung der Drüsen dahin zusammen, daß sie in Anpassung an das Wasserleben erworbene Organe sind, deren Funktion mit jener der Pygidialdrüsen übereinstimmt; sie ermöglichen durch die abdichtende Wirkung ihres Secrets einen guten Verschluß der Atemhöhle und befähigen somit den Käfer zu längerem Aufenthalt unter Wasser.

C. Zusammenfassung.

1) Die Körperdecke von *Dytiscus marginalis* setzt sich zusammen aus der Cuticula und der Hypodermis mit ihrer Basalmembran. Die Hypodermis ist eine einschichtige Zellage, die beim jungen Käfer ansehnliche Höhe besitzt; beim alten Käfer wird sie stark reduziert. Sie bildet das Chitin teils durch Abscheidung, teils wohl durch direkte Umwandlung des Zellplasmas.

2) Die Cuticula der Larve und Puppe hat annähernd übereinstimmenden Bau; sie besteht aus einer Außenlage mit Grenzhäutchen und einer Hauptlage, die beide aus einer großen Zahl von Lamellen zusammengesetzt sind.

3) An der Cuticula der Imago kann man zwei Schichten unterscheiden, das Epiderma mit dem Grenzhäutchen und das Derma; das letztere umfaßt viele Lamellen, Balkenlagen, die ihrerseits aus zahlreichen, gleichgerichteten, in einer Ebene verlaufenden Chitin-

balken oder Bändern bestehen. Das Aufsichtsbild der harten Teile der Körperdecke, besonders des Pronotums und der Elytren zeigt komplizierte Strukturen.

4) Die Insertion des Muskeln an der Körperdecke ist eine »indirekte«; sie erfolgt mit Hilfe einer epithelialen »Sehne« (modifizierte Zellen der Hypodermis).

5) Die einzelligen Hautdrüsen sind modifizierte Epidermiselemente. Ihre Anlage erfolgt bei der Häutung der Larve in die Puppe. Sie sind vornehmlich Firnis- oder Schmierdrüsen.

6) Die bei *Dytiscus* vorkommenden zusammengesetzten Drüsenbildungen lassen sich in eine Reihe einordnen, welche die Entwicklung der kompliziertesten Drüsenorgane aus den einfachsten Elementen, den einzelligen Hautdrüsen, darstellt.

7) Durch Vereinigung einzelliger Hautdrüsen zu Bündeln entstehen die Drüsenpakete, deren secretorische Elemente specifische Modifikationen des feineren Baues der typischen Hautdrüse erfahren können.

8) Im Typ 1 der Drüsenpakete ist die Vereinigung der Drüsen nur eine lose; ihre Mündungen sind über einen großen Bezirk verteilt. Sie treten am Geschlechtsapparat auf.

9) Die Zellen des Typ 2 bilden ein festumschlossenes Paket. Die Chitinröhrchen vereinigen sich zu einem Bündel und durchsetzen die Körperwand gemeinsam in einem Cribellum. Diese Pakete sind auf die Kauwerkzeuge beschränkt.

10) Die Vereinigung der Elemente ist im Typ 3 wieder nur eine lockere. Im feineren Bau der Zellen besonders ihrer Binnenblase unterscheiden sie sich voneinander und von den gewöhnlichen Hautdrüsen. Die beiden Drüsenformen, welche das an dem Scheidenrohr gelegene Paket zusammen bilden, sind die schlauchförmigen und die keuligen Drüsen.

Alle drei Formen von Drüsenpaketen sind vorwiegend Schmierdrüsen.

11) Der Erwerb eines sekundären Ausleitungskanals, einer Einstülpung der Körperdecke, ermöglicht die Weiterentwicklung der Drüsen über die Pakete hinaus zu den Komplexdrüsen. Daneben tragen Veränderungen des feineren Baues der Zelle zur Vervollkommnung der Drüsen bei.

Die Komplexdrüsen zeigen drei Formen: die Schreckdrüsen, die pseudoacinösen Drüsen und die Pygidialdrüsen.

12) Der sekundäre Ausleitungskanal der Schreckdrüsen ist eine

Blase. Der secretorische Abschnitt besteht aus Drüsenpaketen des zweiten Typ. Die Wandung der Binnenblase der Zellen ist in Anpassung an die gesteigerte Tätigkeit der Drüsen stark verdickt.

13) In den pseudoacinösen Drüsen bildet der Kanal ein Rohr mit zahlreichen Verzweigungen. Die Drüsenzellen sind zu Pseudoacini, Säckchen, vereinigt, in deren Innerem die ausleitenden Chitinröhrchen zu Bündeln zusammengefügt verlaufen. Jeder Zweig des sekundären Kanals nimmt das Bündel eines Drüsensackes auf.

14) Die Pygidialdrüsen zeigen die höchste Entwicklung. Der sekundäre Kanal besteht aus einem weiten Rohr, welches durch eine blindsackartige Erweiterung einen Sammelbehälter für das Secret bildet, und einem Sammelkanal. Die secretorischen Elemente bilden die Wandung des langen Drüsenschlauches, in dessen Innerem der Sammelkanal verläuft. Der secretorische Abschnitt ist aus zwei Drüsenformen zusammengesetzt. In der Binnenblase der Zellen der inneren Schicht der Wandung des Schlauches endet das Chitinröhrchen mit einer kugeligen Ampulle; die Wandung der Binnenblase ist eine dünne Membran. Bei den Drüsen der äußeren Schicht verzweigt sich das Röhrchen in mehrere kurze Ästchen. Die Sammelblase folgt diesen Verzweigungen mit lappenförmigen Vorwölbungen. Die Wandung der Binnenblase dieser Zellen ist eine deutlich zweiseitig konturierte Membran.

15) Die Schreckdrüsen sind ein Verteidigungsmittel des Käfers gegen seine größeren Feinde. Das Secret der pseudoacinösen und Pygidialdrüsen wird zur Abdichtung der Atemkammer unter den Elytren bzw. der Gelenkfalte zwischen Pro- und Mesothorax benutzt. Die Drüsen stehen im Dienste der Atmung; sie sind sekundäre, infolge des Wasserlebens des Käfers erworbene Organe.

16) *Dytiscus marginalis* ist meines Wissens der einzige bisher beschriebene Coleopter, der eine derartig ausgesprochen segmentale Anordnung seiner Drüsen als Imago aufweist. Es liegen je ein Paar im Prothorax, Mesothorax, Abdominalsegment 1—7 und Analsegment.

17) Die Drüsenzellen besitzen einen bläschenförmigen Kern und anscheinend wabig netzförmig strukturiertes Plasma. Der Secretausleitung dient ein dünnes Chitinrohr, das nach dem Verlassen der Zelle von seiner kernhaltigen Matrix umhüllt wird. Sein blindgeschlossenes Ende steckt in der Binnenblase. Die Wandung derselben ist eine solide Membran (alloplasmatisches Organ) mit feinen Durchbohrungen, durch die dünne Plasmafäden von der Zelle aus in den Hohlraum der Blase treten, um zum Chitinröhrchen zu ziehen.

18) Eine Secretionsperiode der Drüsen wird durch die Vermehrung des Chromatins vom Nucleolus aus eingeleitet. Das Secret entsteht im Plasma, häuft sich um die Binnenblase herum an und wandert entlang den feinen Plasmafäden durch die Durchbohrungen der Membran in die Binnenblase, von wo es auf osmotischem Wege durch die Wandung des Chitinröhrchens austritt. Während einer Secretionsperiode wird die Zelle erschöpft, das Chromatin ihres Kernes aufgebraucht. Eine neue Secretionsperiode wird wieder durch Vermehrung des Chromatins eingeleitet. Die Drüsenzelle hat eine eben so lange Lebensdauer wie der Käfer; sie macht viele Secretionsperioden nacheinander durch.

Zum Schluß sei es mir gestattet, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt für die Anregung zu dieser Arbeit und das stete, gütige Interesse, das er mir bei ihrer Ausführung entgegenbrachte, meinen aufrichtigen Dank zu sagen. Auch den Herren Prof. Dr. Tönniges, Dr. Harms und Dr. Blunck bin ich für ihre freundliche Unterstützung zu Dank verpflichtet.

Marburg, März 1913.

Literaturverzeichnis.

A. Bauer, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.

A. Berlese, Gli Insetti. Volume primo. Milano 1909.

W. Biedermann, Geformte Secrete. Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. II. 1903.

H. Blunck, Zur Kenntnis der Natur und Herkunft des »milchigen Secrets« am Prothorax des Dytiscus marginalis. Zool. Anz. Bd. XXXVII. 1911.

— Schreckdrüsen des Dytiscus und ihr Secret. 1. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. C. 1912.

— Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis. 1. Teil. Die Begattung. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. CII. 1912.

L. Bordas, Etude des glandes défensives de quelques Coléoptères. C. R. Ac. Sc. Paris. T. CXXVI. 1898.

— Glandes céphaliques des Chenilles de Lépidoptères. Ann. d. sciences natur. 9. Sér. Zool. Bd. X. 1909.

O. Bütschli, Untersuchungen über Strukturen. Leipzig 1898.

C. Claus, Über die Seitendrüsen der Larven von Chrysomela populi. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. 1861.

F. Dahl, Die Fußdrüsen der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. 1885.

C. Demandt, Der Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.

Fr. Dierckx, Etude comparée des Glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides. La Cellule. T. XVI. 1899.

L. Dufour, Recherches anatomiques sur les Carabides et sur plusieurs autres Insects coléoptères. Ann. des sciences natur. T. VIII. 1826.

M. Elmassian, Sur les glandes salivaires chez quelques espèces de Tiques. Arch. Zool. Exper. (5). T. V. 1910.

H. Euscher, Das Chitinskelett von Dytiscus marginalis. Inaug. Diss. Marburg 1910.

E. Fauré-Fremier, Etude des glandes labiales des Hydrocorises. Ann. des sciences natur. 9. sér. Zool. Bd. XII. 1910.

J. Georgévitch, Die Segmentaldrüsen von Ocypus. Zool. Anz. Bd. XXI. Bd. 1898.

P. Giacoza, Su di una curiosa secrezione della Agelastica alni. R. Accad. Med. Torino. Ann. 53. 1890. — Auch Arch. ital. Biol. T. XV. 1891.

G. Gilson, Les glandes odorifères du Blaps mortisaga. La Cellule. T. V. 1889.

J. Gulde, Die Dorsaldrüsen der Larven der Hemiptera-Heteroptera. Bericht der Senckenb. Naturf. Ges. in Frankfurt a. M. 1902.

F. Henneguy, Les modes d'insertion des muscles sur la cuticule chez les Arthropodes. Compt. rend. del'association des anatom. 8. Réun. 1906.

M. Henseval, Les glandes de Gilson. Etude comparée. La Cellule. T. XI. 1895.

R. Hochreuther, Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis, ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.

C. Hoffbauer, Beiträge zur Kenntnis der Insektenflügel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV. 1892.

N. Holmgren, Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebsarten bei Insekten. Anat. Ant. Bd. XX. 1902.

— Über die Muskelinsertion an das Chitin bei den Arthropoden. Anat. Anz. Bd. XXXVI. 1910.

H. Huxley, Der Krebs. Internat. wiss. Bibl. Brockhaus. 1880.

C. Janet, Système glandulaire tégumentaire de la Myrmica rubra. Observations diverses sur les Fourmis. Paris 1898.

S. Kapzov, Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. 1911.

A. Köllicker, Untersuchungen zur vergleichenden Gewebslehre. Verh. der physikal.-mediz. Gesell. Würzburg. I. Reihe. Bd. VIII. 1858.

E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Jena 1889.

E. Krüger, Beiträge zur Anatomie und Biologie des Claviger testaceus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.

F. Leydig, Zur Anatomie der Insekten. Müllers Arch. 1859.

— Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

— Intra- und intercelluläre Gänge. Biolog. Centralbl. Bd. X. 1890.

A. G. Mayer, The development of the wing-scales and their pigment in Butterflies und Moths. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XXIX. 1896.

S. Maziarski, Sur les rapports des muscles et de la cuticule chez les Crustacées. Bull. internat. de l'acad. d. scienc. de Cracovie. Class. d. sciences math. et nat. 1903. T. XIV.

H. Meckel, Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Müllers Arch. 1846.
Fr. Merkel, Epithelium. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XVIII. 1908.
M. Nussbaum, Über Bau und Tätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.
W. Plotnikow, Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. 1904.
W. Riley, Muscle attachment in Insects. Ann. of. the entomol. soc. of America. Vol. I. 1908.
P. Schulze, Über Verson-Drüsen bei Lepidopteren. Zool. Anz. Bd. XXXIX. 1912.
E. Snethlage, Über die Frage von Muskelansatz und der Herkunft der Muskeln bei den Arthropoden. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog. Bd. XXI. 1905.
R. Stamm, Über die Muskelinsertion an das Chitin bei den Arthropoden. Anat. Anz. Bd. XXXIV. 1909.
B. Suckatschoff, Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI. 1899.
K. Sulc, Zur Anatomie der Cocciden. Zool. Anz. Bd. XXXIV. 1909.
O. Törne, Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XXIX. 1910.
— Untersuchungen über die Insertion der Muskeln am Chitinskelett bei Insekten. Schr. Nat. Ges. Dorpat. Bd. XX. 1911. (Russisch, Deutsche Zusammenfassung).
T. Tullberg, Studien über den feineren Bau und das Wachstum des Hummerpanzers u. der Moluskenschale. Schwed. Akad. d. Wiss. 1881. Bd. XIX.
E. Verson, Beitrag zur näheren Kenntnis der Häutung und Häutungsdrüsen bei Bombyx mori. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII. 1911.
P. Vignon, Recherches sur les épitheliums. Arch. de Zool.exp. et général. (3). Vol. IX. 1901.
E. Wasmann, Zur näheren Kenntnis der echten Gastverhältnisse bei den Ameisen- und Termitengästen. Biol. Centralbl. Bd. XXIII. 1903.
W. Wege, Morphologische und experimentelle Studien an Asellus aquaticus. Zool. Jahrb. Bd. XXX. Abt. f. allg. Zool. u. Phys. 1911.
C. Wesenberg-Lund, Biologische Studien über die Dytisciden. Internat. Revue ges. Hydrobiologie u. Hydrogeographie. Biol. Suppl., V. Ser. 1912.

Erklärung der Abkürzungen.

a, Außenlage;
ad, Adern;
adr, pseudoacinöse Drüse;
ap, Ampulle;
as, Analplatte;
b, Basalmembran;
ba, Chitinbalken;
bk, Bindegewebskern;
bl, Blindsack;
c, Cuticula;
c^1, alte Cuticula;
c^2, junge Cuticula;
ch, Chromatin;
cmu, circulär verlaufendes Muskelbündel;
cr, Cribellum;

d, Drüsen;
dc, Drüsenkanal;
dcz, Zweig des Chitinröhrchens;
dk, Drüsenkern;
dp, Drüsenpaket;
dr, Drüsenhaufen;
dz, Drüsenzelle;
D, Derma;
Dd, Dünndarm;
Dr, Komplexdrüse;
Drs, Drüsensack;
Drsch, Drüsenschlauch;
Ep, Epiderma;
f, Muskelfibrille;
ft, Fettkörper;
g, Grenzhäutchen;
gh, Gelenkhaut;
gs. großer Spaltraum;
H, Hypodermis;
h, Hauptlage;
ha, Härchen;
hf, Hautfalte;
hk, Balkenschicht;
hp, Innenlage;
hzk, Hypodermiszellkern;
i, Intima;
k, Kern;
k^1, Kern der Matrix der Chitinröhrchen;
kma, Kern der Matrix;
kl, kolbenförmige Sinnesorgane;
km, Kernmembran;
krp, Körperdecke;
lmu, Längsmuskeln;
M, isotrope Scheibe;
Mt, Mesothorax;
m, Mittellage;
ma, Matrix;
mb, Wandung der Binnenblase;
mbp, Durchbohrungen der Wandung der Binnenblase;
mp, Membrana propria;
mu, Muskel;
muk, Muskelkern;
mup, Muskelplasma;
n, Nucleolus;
no, Notum;
nor, Notumrand;
p, Porenkanal;
p^1, Plasma der Matrix des Chitinröhrchens;
pl, Pleuren;
ps, Plasma;
Pt, Prothorax;
Py, Pygidialdrüsen;
Q, anisotrope Scheibe;
ra, Rectalampulle;
re, Rectum;
rf, Randfalte der Rückendecke;
rs, Secretbehälter;
s, Spaltraum;
sa, Stigma;
sah, Stigmenhof;
sal, Stigmenhals der Larve;
sap, Puppenstigma;
sc, sekundärer Drüsenkanal;
scp, Plasma des sekundären Drüsenkanals;
sdr, Schreckdrüse;
sg, Segmentgrenze;
sl, Sarcolem;
sp, Strahlung im Zellplasma;
ssp, Seitenspangen des Geschlechtsapparates;
st, Plasmastränge in der Binnenblase;
sz, Zweige des sekundären Drüsenkanals;
t, Tonofibrillen;
tg, Tergit;
tr, Trachee;
tri, alte Tracheenintima;
ts, Secrettropfen;
ur, Genitalklappen;
v, Chitinpfeiler zwischen oberer und unterer Cuticula;
vs, Binnenblase;
vsc, Binnenblase mit centraler Ampulle;
vsz, Binnenblase mit verzweigtem Chitinröhrchen;
w, wabenartige Struktur der Emailleschicht;
z, Chitinzapfen;
Y, isotrope Scheibe;
zg, Zellgrenze;
zk, Z-Körnchen.

LEBENSLAUF.

Am 26. Januar 1888 wurde ich ALOIS PAUL GEORG CASPER als Sohn des Königl. Schloßkastellans FRANZ CASPER in Wilhelmshöhe bei Kassel geboren. Ich bin preußischer Staatsangehöriger und katholischer Konfession. Ich besuchte zwei Jahre die Gemeindeschule in Wilhelmshöhe, weitere zwei Jahre die Städtische Vorschule in Kassel und trat Ostern 1898 in die Oberrealschule I zu Kassel ein. Ostern 1907 verließ ich diese Anstalt mit dem Reifezeugnis, um mich dem Studium der Mathematik und Naturwissenschaften zu widmen. Ich studierte zunächst von Ostern 1907 bis Herbst 1908 in Marburg und kehrte nach zweisemestrigem Studium an der Universität München im Herbst 1909 wieder nach Marburg zurück. Das Examen rigorosum bestand ich am 30. April 1913. Meine akademischen Lehrer, denen ich zu großem Dank verpflichtet bin, waren:

in Marburg: DALWIGK, DIELS, FEUSSNER, HARMS, HENSEL, KORSCHELT, MEISENHEIMER, MEYER, NEUMANN, RICHARZ, SCHULZE;

in München: DOFLEIN, v. GOEBEL, GOLDSCHMIDT, HEGI, HERTWIG, LINDEMANN, PERRON, PRINGSHEIM.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.